



Relaciones sociales entre machos *Alouatta palliata*
en Los Tuxtlas, México: Variaciones en función de
factores sociodemográficos y ecológicos.

Tesis presentada para la obtención del grado de Doctor por:

Pedro Américo Duarte Dias

Universidad Autónoma de Madrid,
Programa de Doctorado en 'Comportamiento Animal y
Humano, una Perspectiva Etológica'.

Director: Dr. Joaquim J. Veà

Madrid, Enero de 2007

Mãe, obrigado pelo exemplo e pelo teu apoio incondicional, mesmo quando
não entendias muito bem isto dos macacos.
Tu e a minha irmã serão sempre parte de mim, mesmo quando todo um
oceano nos separa.

Agradecimientos

A la Secretaría de Relaciones Exteriores de México y al Instituto de Neuroetología de la Universidad Veracruzana por el apoyo financiero.

A Victor Arroyo, Jurgi Cristóbal, Maria Eugenia Negrín, Ariadna Rangel y Joaquim Veà por sus comentarios al manuscrito.

A Domingo Canales Espinosa por su apoyo durante la redacción de la tesis.

A las personas con que conviví durante el trabajo de campo: Jurgi Cristóbal, Cristina Domingo, Alba Gomara, Blanca Hervier, Brian Horne, Marco Antonio Muñoz, y Sira Vegas.

A Braulio Hernández y Victor Arroyo por su ayuda y asesoría en la colecta y análisis de la vegetación.

A Jurgi Cristóbal, Victor Arroyo, Caroline Crockett, y Katherine Milton por la facilitación de datos no publicados y por las provechosas discusiones que mantuvimos.

A Joaquim J. Veà, Ernesto Rodríguez Luna y Fernando Peláez por el respaldo institucional y facilitación de recursos fundamentales para el desarrollo del trabajo.

Índice

Introducción	10
I. Ecología del Comportamiento de los Primates	11
I.1. La ecología del comportamiento	11
I.1.1. Asimetrías entre sexos en las estrategias reproductivas	11
I.2. El modelo socioecológico	14
II. Ecología del Comportamiento de los Primates Machos	18
II.1. Patrones de dispersión en primates	19
II.1.1. Evolución de los patrones de dispersión	19
II.1.1.1. Hipótesis unifactoriales	20
II.1.1.2. Hipótesis multifactoriales	23
II.1.1.3. Síntesis	24
II.1.2. ¿Quién se dispersa?	26
II.1.2.1. Aspectos cuantitativos	27
II.1.2.2. Filopatría de machos	29
II.2. El número de machos en grupos de primates	36
II.2.1. Efectos espaciales y temporales de la distribución de las hembras	36
II.2.2. Análisis comparativos de los efectos espaciales y temporales sobre el número de machos en grupos de primates	37
II.3. Relaciones sociales entre primates machos	40
II.3.1. Modelización de la evolución de las relaciones sociales entre machos	40
II.3.2. Mecanismos de competición reproductiva indirecta	42
II.3.3.1. Competición espermática	43
II.3.3.2. El infanticidio	45
II.3.3.3. Elección de pareja: Estrategias pre y poscopulatorias de las hembras	46
II.3.4. Rango y éxito reproductivo	51
II.3.4.1. El modelo de prioridad-de-acceso	51
II.3.4.2. Modelos de sesgo reproductivo	53
II.3.4.3. Síntesis	55
II.3.5. Interacciones sociales: Conflicto y cooperación	56
II.3.5.1. Estabilidad grupal y agonismo	56
II.3.5.2. Resolución de conflictos	59
II.3.5.3. El valor de las relaciones sociales: Coaliciones entre machos	62
II.3.5.4. Afiliación	67
II.4. Síntesis	69
II.4.1. Sesgo reproductivo y demografía	69
II.4.2. Sesgo reproductivo y adquisición del rango	71
II.4.3. Sesgo reproductivo y dispersión	72
II.4.4. Sesgo reproductivo y regímenes de competición	75
II.4.5. Esquema integrador final	77
Antecedentes y Diseño de la Investigación	81
III. Antecedentes	82
III.1. El género <i>Alouatta</i> y la especie de estudio, <i>A. palliata</i>	82
III.1.1. Taxonomía, distribución y características físicas	82
III.1.1.1. Taxonomía	82
III.1.1.2. Distribución	83
III.1.1.3. Características físicas	83
III.1.2. Estrategia de forrajeo	87
III.1.3. Parámetros reproductivos y de las historias de vida	89
III.1.3.1. Sistema de apareamiento	91

III.1.4. Demografía	92
III.1.4.1. Parámetros generales.....	92
III.1.4.2. Patrones de dispersión	94
III.1.5. Patrones de interacción social	99
III.1.5.1. Interacciones entre hembras	100
III.1.5.2. Interacciones entre machos.....	102
III.2. La organización social de los monos aulladores	106
III.2.1. Hembras y recursos ecológicos.....	106
III.2.2. Infanticidio y organización social en <i>Alouatta</i>	107
III.2.3. Saturación del hábitat y organización social en <i>Alouatta</i>	110
III.2.4. Estrategias sociosexuales de machos <i>Alouatta</i>	112
III.2.4.1. Nivel de competición y dimorfismo sexual.....	112
III.2.4.2. Nivel de competición y acceso a la reproducción	113
III.2.4.3. Grado de monopolización y sesgo reproductivo.....	113
III.2.4.4. Sesgo reproductivo y carreras reproductivas	114
III.2.4.5. Sesgo reproductivo, adquisición de rango, y edad	116
III.2.4.6. Sesgo reproductivo y conducta social	117
IV. Diseño de la Investigación	119
IV.1. Problema de estudio	119
IV.1.1. Diferencias en las relaciones sociales de los machos entre poblaciones: Trabajos anteriores.....	119
IV.1.1.1. Comportamiento agonístico.....	119
IV.1.1.2. Comportamiento afiliativo	120
IV.1.1.3. Comportamiento espacial.....	120
IV.1.1.4. Acceso a la reproducción	120
IV.1.2. Diferencias en las condiciones socioecológicas, demográficas, y biogeográficas entre poblaciones: Trabajos anteriores	121
IV.1.2.1. Fuentes de variación	124
IV.2. Objetivo e hipótesis	125
IV.2.1. Objetivo	125
IV.2.1.1. Un modelo para la comprensión de las relaciones sociales entre machos en <i>A. palliata</i>	125
IV.2.1.2. Evaluación del modelo en este estudio	128
IV.2.2. Hipótesis y variables dependientes	129
IV.2.2.1. Hipótesis 1.....	129
IV.2.2.2. Hipótesis 2.....	130
IV.2.2.3. Hipótesis 3.....	130
IV.2.2.4. Variables dependientes	131
Método.....	132
V. Población y Grupos de Estudio	133
V.1. Lugar de estudio.....	133
V.2. Selección de las poblaciones y grupos de estudio.....	136
V.2.1. Cuantificación de diferencias entre los grupos.....	137
V.2.1.1. Muestreos de la vegetación.....	137
V.2.1.2. Biogeografía, demografía y grupos de estudio: Grupo Mt.....	139
V.2.1.3. Biogeografía, demografía y grupos de estudio: Grupo Rh	142
V.2.1.4. Comparación de los dos fragmentos y grupos	144
VI. Registro de la Conducta Social de los Machos.....	147
VI.1. Reconocimiento de los sujetos y categorización de la conducta	147
VI.2. Registro sistemático de la conducta	148
VI.3. Organización de los datos y análisis	150
VI.3.1. Datos de las interacciones sociales	150
VI.3.2. Datos de las relaciones espaciales	152

VI.3.3. Análisis estadísticos	153
Resultados	155
VII. Hipótesis 1 y 2	156
VII.1. Interacciones sociales	156
VII.1.1. Interacciones afiliativas	156
VII.1.1.1. Interacciones afiliativas entre machos	156
VII.1.2. Interacciones agonísticas	157
VII.1.2.1. Interacciones agonísticas entre machos	157
VII.1.2.2. Agonismo intenso entre machos	159
VII.1.2.3. Interacciones agonísticas emitidas hacia las hembras	160
VII.1.2.4. Jerarquías de dominancia	160
VII.1.3. Diferencias entre machos en el acceso a hembras receptivas	161
VII.2. Relaciones espaciales	164
VII.2.1. Proximidad entre machos	164
VII.2.1.1. Influencia de la presencia de hembras receptivas	166
VII.2.2. Centralidad espacial en el grupo	167
VIII. Hipótesis 3	170
VIII.1. Interacciones sociales	170
VIII.1.1. Interacciones afiliativas	170
VIII.1.1.1. Interacciones afiliativas entre machos	170
VIII.1.2. Interacciones agonísticas	172
VIII.1.2.1. Interacciones agonísticas entre machos	172
VIII.1.2.2. Agonismo intenso entre machos	175
VIII.1.2.3. Interacciones agonísticas emitidas hacia las hembras	175
VIII.1.2.4. Jerarquías de dominancia	176
VIII.1.4. Diferencias entre machos en el acceso a hembras receptivas	178
VIII.2. Relaciones espaciales	179
VIII.2.1. Proximidad entre machos	179
VIII.2.2. Centralidad espacial en el grupo	182
Discusión y Conclusiones	187
IX. Discusión	188
IX.1. Contrastación de las hipótesis	188
IX.1.1. Hipótesis 1 y 2	188
IX.1.2. Hipótesis 3	190
IX.1.3. Limitaciones del trabajo	193
IX.2. Establecimiento y mantenimiento de las relaciones sociales	196
IX.2.1. El establecimiento de nuevas relaciones sociales: Grupo Mt	197
IX.2.1.1. Fundamentos de las relaciones sociales entre machos <i>A. palliata</i>	197
IX.2.1.2. Diferenciación de estrategias sociales entre machos: Residencia y coaliciones	199
IX.2.2. El mantenimiento de las relaciones sociales: Grupo Rh	203
IX.2.3. Las funciones de la ceremonia de saludo	205
IX.3. Ecología de la conducta de machos <i>A. palliata</i> en Los Tuxtlas	209
IX.3.1. Patrones de dispersión por sexo	210
IX.3.2. El número de machos por grupo	212
IX.3.3. Calidad del hábitat	218
X. Conclusiones	221
Bibliografía	224

Índice de Tablas

Tabla I. Comparación del tipo de muestras colectadas en los tres trabajos en que se estudiaron las relaciones sociales de los machos <i>A. palliata</i> .	121
Tabla II. Comparación de las dos poblaciones en que se estudiaron las relaciones sociales de machos <i>A. palliata</i> : Características relacionales, grupales, ecológicas, demográficas, y biogeográficas.	122
Tabla III. Comparación entre el modelo propuesto y las poblaciones de estudio en cuando a la variación en las variables de interés.	129
Tabla IV. Variación esperada de acuerdo con la hipótesis 1 en los indicadores de las relaciones sociales de los machos en los dos grupos de estudio.	130
Tabla V. Variación esperada de acuerdo con la hipótesis 3 en los indicadores de las relaciones sociales de los machos en los dos grupos de estudio.	131
Tabla VI. Historia conocida de los grupos de estudio.	141
Tabla VII. Comparación de los dos fragmentos y grupos de estudio: Características biogeográficas, grupales, demográficas, y florísticas.	145
Tabla VIII. Frecuencias de emisión (columnas) y recepción (filas) de la ceremonia de saludo por los machos en los dos grupos.	157
Tabla IX. Resultados del cálculo de los rangos jerárquicos de los machos del grupo Mt con base en el índice de David (ID).	160
Tabla X. Resultados del cálculo de los rangos jerárquicos de los machos del grupo Rh con base en el índice de David (ID).	161
Tabla XI. Índices de proximidad (medios) totales y diádicos de los dos grupos.	165
Tabla XII. Frecuencias de emisión (columnas) y recepción (filas) de la ceremonia de saludo por los machos en los dos grupos en los dos períodos.	172
Tabla XIII. Resultados del cálculo de los rangos jerárquicos de los machos del grupo Mt con base en el índice de David (ID) en los dos períodos de estudio.	176
Tabla XIV. Resultados del cálculo de los rangos jerárquicos de los machos del grupo Rh con base en el índice de David (ID) en los dos períodos de estudio.	177
Tabla XV. Índices de proximidad (medios) totales y diádicos de los dos grupos en los dos períodos de estudio.	180
Tabla XVI. Variaciones esperadas y observadas en los indicadores de las relaciones sociales de los machos de los dos grupos.	189
Tabla XVII. Variaciones esperadas y observadas en los indicadores de las relaciones sociales de los machos de los dos grupos en los dos períodos.	192

Índice de Figuras

Figura 1.1. Representación de la causalidad secuencial propuesta por el modelo socioecológico que se aplica a los mamíferos sin cuidado parental de los machos.	12
Figura 2.1. Patrones de dispersión en los primates de acuerdo con el sexo que emigra: Número de especies por radiación adaptativa.	28
Figura 2.2. Modelo de la evolución de la patrilocalidad en platirrininos de acuerdo con Pope (2000).	34
Figura 2.3. Representación de un modelo causal de las relaciones sociales entre machos en primates	41
Figura 2.4. Relación entre el grado de asimetrías en poder, grado de previsibilidad de los actores en los encuentros agonísticos, y tipos de señales emitidas.	60
Figura 2.5. Tipos básicos de coaliciones intragrupalas de acuerdo con el rango de los participantes	66
Figura 2.6. Curvas de beneficios en términos de éxito reproductivo asociadas al rango de los machos de acuerdo con el grado de despotismo	76
Figura 2.7. Esquema representativo de los principales factores que parecen afectar la estructuración de la conducta de los primates machos.	80
Figura 3.1. Distribución de las diferentes especies del género <i>Alouatta</i> en América.	84
Figura 3.2. El grado de dimorfismo sexual en peso corporal en varias especies de monos aulladores.	85
Figura 3.3. Variaciones en el peso corporal por sexo de la especie <i>A. palliata</i> en México, Costa Rica y Panamá.	86
Figura 3.4. Proporción de tiempo dedicado al consumo de diferentes partes vegetales por los monos aulladores de manto (<i>A. palliata</i>)	88
Figura 3.5. Porcentaje del tiempo de actividad diurna dedicado a cada actividad y longitud promedio de los recorridos diarios de <i>A. palliata</i>	89
Figura 3.6. Valores medios de tres parámetros demográficos para poblaciones del género <i>Alouatta</i>	93
Figura 3.7. La relación entre el número medio de hembras y el número medio de machos por grupo en el género <i>Alouatta</i>	95
Figura 3.8. Modelo predictivo de los costes reproductivos asociados al aumento del número de hembras por grupo en respuesta al nivel de competición por alimentos y riesgo de infanticidio	108
Figura 4.1. Modelo de la influencia de varios factores sobre la intensidad de la competición entre <i>A. palliata</i> machos.	126
Figura 5.1. Lugar de estudio.	133
Figura 7.1. Comparación de las tasas de interacciones afiliativas totales (a) y entre machos (b) entre los dos grupos de estudio.	156
Figura 7.2. Comparación entre los dos grupos de estudio de las tasas de interacciones agonísticas totales entre machos.	158

Figura 7.3. Comparación entre los dos grupos de estudio de las tasas de interacciones agonísticas dirigidas por los machos a las hembras.	159
Figura 7.4. Comparación entre los dos grupos de estudio de las tasas de interacciones agonísticas entre machos cuando existieron hembras receptivas en los grupos.....	162
Figura 7.5. Comparación entre los dos grupos de estudio de los índices de proximidad entre machos.....	164
Figura 7.6. Comparación entre los machos del grupo Mt de las proporciones de VMC machos (a), sin VMC (b), hembras (c) y inmaduros (d).....	168
Figura 7.7. Comparación entre los machos del grupo Rh de las proporciones de VMC machos (a), sin VMC (b), hembras (c) y inmaduros (d).....	168
Figura 8.1. Comparación entre los dos grupos de las tasas de interacciones afiliativas entre machos en los dos períodos de estudio.	171
Figura 8.2. Comparación entre los dos grupos de las tasas de interacciones agonísticas entre machos en los dos períodos de estudio.....	174
Figura 8.3. Comparación entre los dos grupos de las tasas de interacciones agonísticas dirigidas por los machos a las hembras en los dos períodos de estudio.	175
Figura 8.4. Comparación entre los dos grupos de los índices de proximidad entre machos en los dos períodos de estudio.	179
Figura 8.5. Comparación entre los dos grupos de la proporción de registros en que los machos tuvieron a otros machos como VMC en los dos períodos de estudio.....	181
Figura 8.6. Comparación entre los dos grupos de la proporción de registros en que los machos no tuvieron a VMC en los dos períodos de estudio.	184
Figura 8.7. Comparación entre los dos grupos de la proporción de registros en que los machos tuvieron a hembras como VMC en los dos períodos de estudio.....	185
Figura 8.8. Comparación entre los dos grupos de la proporción de registros en que los machos tuvieron a inmaduros como VMC en los dos períodos de estudio.....	186
Figura 9.1. Factores que podrán explicar similitudes y diferencias entre los dos grupos de estudio en la intensidad de la competición de los machos.....	209

Introducción

I. Ecología del Comportamiento de los Primates

I.1. La ecología del comportamiento

La ecología del comportamiento es el estudio del valor adaptativo de la conducta dentro de un marco ecológico (Winterhalder 1996). Desde una perspectiva evolutiva, las conductas están sujetas a selección natural como cualquier otro carácter; de este modo, las estrategias conductuales se pueden estudiar de acuerdo con sus costos y beneficios para el éxito reproductivo de los individuos, i.e. una conducta es considerada adaptativa si aumenta la adecuación biológica frente a otros individuos dentro de la misma población. Así, en el ámbito de la ecología del comportamiento la socioecología investiga la relación entre las interacciones sociales y las condiciones ecológicas (Winterhalder y Smith 1992), por lo que se espera que las estrategias sociales sean soluciones adaptativas a condiciones ecológicas particulares (Chan 1996). En la socioecología de los primates, el modelo socioecológico (Sterck *et al.* 1997) es el modelo evolutivo predominante para la explicación de variaciones en la organización social de los primates.

I.1.1. Asimetrías entre sexos en las estrategias reproductivas

Existen diferencias fundamentales entre sexos en términos de inversión parental que sesgan la proporción sexual operacional (la proporción de adultos sexualmente receptivos en cada momento en una población; Clutton-Brock y Parker 1992) y alteran la importancia relativa de los recursos y oportunidades reproductivas para la eficacia biológica de cada sexo (Trivers 1972). La proporción sexual operacional predice que el género más disponible deberá ser más limitado por el acceso a recursos sexuales, lo que resultará en mayor competición intrasexual dentro de ese género (Emlen y Oring 1977, Clutton-Brock y Parker 1992).

En los mamíferos, las hembras adquieren directamente los recursos del ambiente y los transfieren, a través de la placenta o de glándulas mamarias, a sus crías. También, las hembras invierten en su progenie a través de otras

actividades, como el transporte y la protección contra depredadores. La contribución de los machos en términos de inversión parental es normalmente menor, limitándose en muchos casos a la aportación de esperma para la fertilización del óvulo (Williams 1966, Trivers 1972, Clutton-Brock 1991). Así, tal como predicho, en los mamíferos esta diferencia sexual sesga la proporción sexual operacional: los machos compiten principalmente por el acceso a la reproducción, mientras que las hembras compiten normalmente por el acceso a recursos tróficos (Rubenstein y Wrangham 1986; Clutton-Brock 1988, 1989).

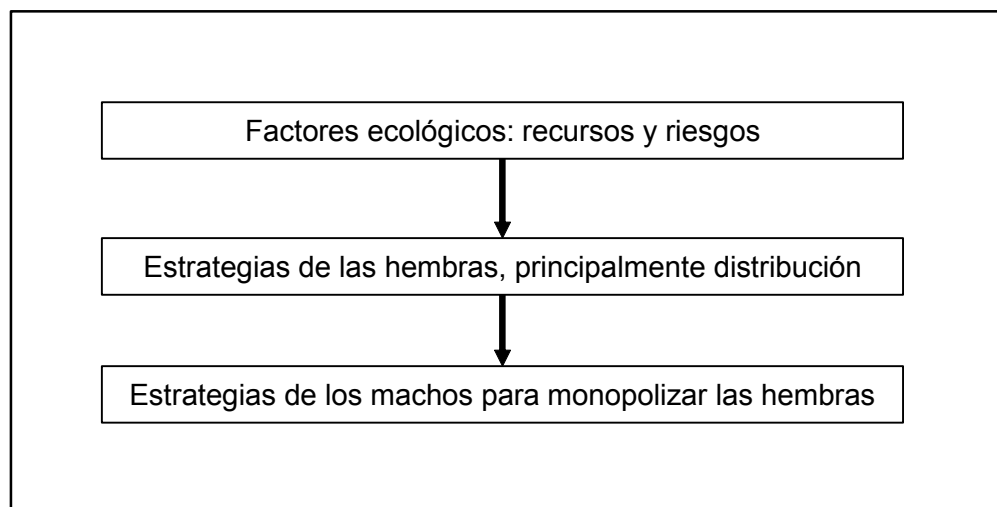


Figura 1.1. Representación de la causalidad secuencial propuesta por el modelo socioecológico que se aplica a los mamíferos sin cuidado parental de los machos.

Esta diferenciación sexual tiene importantes implicaciones para la evolución de la sociabilidad en los mamíferos: prevé que las estrategias de las hembras deberán reflejar la distribución de los riesgos y recursos en el ambiente, mientras que las estrategias de los machos dependerán de las oportunidades de monopolizar las hembras de acuerdo a su distribución espaciotemporal. El modelo secuencial que se presenta en la Figura 1.1 describe esta situación: los factores ecológicos determinan la distribución de las hembras, y ésta a su vez determina el tipo de competición reproductiva entre machos (Emlen y Oring 1977). Este modelo ecológico es direccional, ya que se espera que las estrategias competitivas de las hembras influyan directamente sobre las

estrategias reproductivas de los machos pero no al revés. Considerando que de acuerdo con este planteamiento la organización social será en primera instancia determinada por las hembras, este modelo ha sido denominado como la 'perspectiva centrada en las hembras de la evolución social' (*female-focus view of social evolution*: Wrangham 1982).

Sin embargo, en ciertas circunstancias el modelo representado en la Figura 1.1 es incorrecto, ya que en algunas especies existe una vinculación directa entre los factores ecológicos y las estrategias de los machos (Wrangham 1979; Clutton-Brock *et al.* 1982, 1985; Clutton-Brock 1988), como en el caso de las especies en que los machos defienden territorios cuya calidad en términos de recursos disponibles atrae a las hembras (Rubenstein 1986; Carranza *et al.* 1990). Por otra parte, los factores ecológicos y las estrategias de los machos se relacionan directamente cuando estos aportan cuidado parental. Cuando la inversión parental de los machos es necesaria para la crianza, los machos son un recurso importante para el éxito reproductivo de las hembras, y se genera una relación causal directa entre las estrategias de machos y hembras (ej. Garber *et al.* 1984, Sussman y Garber 1987, Davies 1995, Heymann 2000).

Aunque en algunos casos la relación directa entre factores ambientales y estrategias de los machos relativizan la linealidad del modelo representado en la Figura 1.1, no eliminan la causalidad direccional de hembras hacia machos planteada por este. Esto porque cuando no existe inversión parental de machos, o cuando la conducta de un macho puede afectar la eficacia biológica de otros machos (Trivers 1972), se espera que evolucionen estrategias que resulten en reproducción diferencial entre machos. De este modo, e independientemente de los vínculos causales que puedan existir entre ambiente y éxito reproductivo de machos, sus estrategias reproductivas deberán ser más dependientes de la distribución de las hembras. Así, el modelo de la Figura 1.1 es representativo de los factores más importantes para la determinación de las estrategias conductuales de cada sexo en los mamíferos.

I.2. El modelo socioecológico

Una de las características más distintivas de los primates es la formación de grupos sociales por varias especies. En este sentido, uno de los principales objetivos de la primatología ha sido comprender los factores selectivos que conducen a las variaciones observadas en la organización social (Dunbar 1988).

A lo largo de las últimas cuatro décadas, el estudio de la variación en la organización social de los primates se ha enfocado en los efectos de las presiones ecológicas sobre la conducta (Crook y Gartlan 1966; Eisenberg *et al.* 1972; Wrangham 1980; van Schaik 1989, 1996; Sterck *et al.* 1997). En estos estudios se ha asumido que la comida es un recurso limitante para las hembras. Este supuesto se apoya en evidencias de que diversos parámetros reproductivos de las hembras, como la edad en el momento del primer parto, la duración de los intervalos entre nacimientos, y la supervivencia de las crías, son afectados por su estatus nutricional (ej. Mori 1979, Lyles y Dobson 1988).

La competición intragrupal por los alimentos se incrementa a medida que el tamaño grupal aumenta (Dunbar 1988). En los primates, grupos más grandes invierten más tiempo en forrajeo, tienen recorridos diarios más largos, y presentan normalmente tasas de agresión intragrupal más altas (Terborgh y Janson 1986; Dunbar 1988; van Schaik 1989; Janson 1988; Janson y van Schaik 1988; Janson y Goldsmith 1995). La vida en grupo es por lo tanto costosa, por lo que deberá también aportar beneficios (Alexander 1974). Los beneficios para las hembras que se citan con mayor frecuencia son la defensa cooperativa del acceso a recursos tróficos y la protección contra depredadores e ataques infanticidas. Otras posibles ventajas del agrupamiento son el incremento en la eficacia del forrajeo y la ayuda en la crianza (*revisiones en* Wrangham 1983, Dunbar 1988, Lee 1994).

De este modo, se espera que las estrategias sociales de las hembras se relacionen con el balance entre las restricciones ecológicas y las ventajas del

agrupamiento. El estudio del tipo e intensidad de la competición que emerge en el ámbito de esas estrategias se ha desarrollado a través de un conjunto de modelos que han intentado explicar la variación observada en las relaciones sociales de las hembras a través de correlatos socioecológicos. Este tipo de abordaje fue inicialmente propuesto por Wrangham (1980), y revisado posteriormente por dos principales grupos de trabajo, nominadamente, los de van Schaik y colaboradores (van Schaik 1983, 1989, 1996; van Schaik y van Hooff 1983; van Hooff y van Schaik 1992; Sterck *et al.* 1997; van Schaik *et al.* 1999), y Isbell y colaboradores (Isbell 1991, Isbell y van Vuren 1996, Isbell y Pruett 1998, Isbell *et al.* 1998, Pruett y Isbell 2000, Mathy y Isbell 2001, Isbell y Enstam 2002, Isbell y Young 2002).

Las diferentes versiones propuestas del modelo socioecológico han explicado y predicho satisfactoriamente patrones generales de interacción entre factores ecológicos [ej. características de los recursos alimenticios en términos de distribución, abundancia (tamaño y densidad) y calidad; presión predatoria; saturación de los hábitats], demográficos (ej. densidad poblacional), y sociales (ej. probabilidad de ocurrencia e incidencia del infanticidio), y diferentes aspectos de las relaciones sociales de las hembras, como la intensidad de la competición, la formalización de relaciones de dominancia, la formación de coaliciones, los patrones de dispersión/filopatria, o el desarrollo de relaciones nepotistas (ej. *Colobus polykomos* y *Piliocolobus badius*: Korstjens *et al.* 2002; *Papio anubis* y *P. ursinus*: Barton *et al.* 1996; *Saimiri boliviensis*, *S. oerstedii* y *S. sciureus*: Mitchell *et al.* 1991, Boinski *et al.* 2002; *Semnopithecus entellus*: Koenig *et al.* 1998).

Sin embargo, existe igualmente un conjunto importante de estudios en que las predicciones del modelo socioecológico no se han confirmado (ej. *Alouatta palliata*: Jones 1980a, Glander 1992; *A. seniculus*: Crockett y Pope 1993; *Cebus apella*: Izar 2004; *C. olivaceus*: Robinson 1981, 1988; *Chlorocebus aethiops*: Cheney y Seyfarth 1987, Cheney *et al.* 1988; *Eulemur fulvus*: Fornasieri y Roeder 1992, Gresse *et al.* 1994; *E. macaco*: Fornasieri y Roeder

1992; *Lagothrix lagotricha*: Stevenson y Castellanos 1999; *Lemur catta*: Vick y Pereira 1989, Pereira 1993, Pereira y Kappeler 1997; *Macaca fuscata*: Saito 1996, Suzuki *et al.* 1998a; *Propithecus verreauxi*: Jolly 1998; *Semnopithecus entellus*: Sommer y Rajpurohit 1989, Borries *et al.* 1991, Borries 1993, Sterck 1998, 1999, Koenig 2000; *Trachypithecus phayrei*: Koenig *et al.* 2004).

Estos contrastes en la factibilidad de las explicaciones socioecológicas han conducido a varias revisiones críticas de este modelo (ej. Janson 2000, Isbell y Young 2002, Koenig 2002), y al desarrollo de planteamientos alternativos para la comprensión de la dinámica de las relaciones sociales entre los primates hembras.

Por ejemplo, el abordaje adaptacionista inherente al modelo socioecológico ha sido criticado con frecuencia por enfocarse en explicaciones adaptativas distales, ignorando otros aspectos, como la historia evolutiva o la causalidad proximal o epigenética (ej. Rowell 1979, Datta 1989, Thierry 1997). Algunos aspectos de la organización social de especies evolutivamente próximas parecen depender de la filogenia (Di Fiore y Rendall 1994, Rendall y Di Fiore 1995), y a nivel proximal la demografía puede afectar las relaciones de dominancia al modificar el tamaño y composición de los grupos (ej. variación en la disponibilidad de aliados) (Altmann y Altmann 1979, Dunbar 1988, Datta 1989, Chapais *et al.* 1991, Datta y Beauchamp 1991, Barrett y Henzi 2002). Por otra parte, los fenómenos de auto-estructuración ('self-structuring') también podrán explicar variaciones en las organizaciones sociales complejas de los primates. El abordaje de la auto-estructuración postula que, dadas ciertas reglas conductuales, pequeños cambios en las relaciones sociales de los individuos resultan en la complejidad de los grupos sociales; en este sentido, se tratan de fenómenos de causalidad ascendente ('bottom-up') (Thierry 1990, 1997; Hemelrijk 1999; 2000a, b). Finalmente, desde la perspectiva de los mercados biológicos, una relación no se caracteriza por el establecimiento de un vínculo a largo plazo entre díadas, pero sí por un conjunto de interacciones de intercambio ('trading') entre individuos, que depende de la oferta y demanda

de ciertos productos ('commodities') valiosos (Noë 1992, 2006; Noë y Hammerstein 1994). Los mercados biológicos han sido utilizados sobre todo para explorar las relaciones de acicalamiento entre hembras y, específicamente, los patrones de reciprocidad en el acicalamiento y en el intercambio de acicalamiento por tolerancia o acceso a crías (Barrett *et al.* 1999; Barrett y Henzi 2001, 2006; Colmenares *et al.* 2002; Cords 2002; Henzi y Barrett 2002; Payne *et al.* 2003).

Sin embargo, el modelo socioecológico sigue siendo la principal herramienta analítica e interpretativa para el estudio de variaciones en el comportamiento de los primates de acuerdo con diversos factores de interés. Además, en algunos trabajos se ha probado que la complementación del modelo con algunas de las propuestas alternativas descritas anteriormente resulta en una visión más completa de ciertos fenómenos para los cuales no se habían alcanzado explicaciones satisfactorias (ej. Sterck 1999, Koenig 2002).

II. Ecología del Comportamiento de los Primates Machos

En la actualidad se dispone de un conjunto extenso de conocimientos teóricos y empíricos en cuanto la ecología de la conducta de los primates hembras, resumidos en el capítulo anterior. Sin embargo, en el caso de los machos la modelización de la evolución de la conducta social no ha logrado un desarrollo similar (Kappeler 2000). Aunque son varios los factores de carácter histórico, metodológico, y observacional que explican esta disparidad (Kappeler 2000, Pereira *et al.* 2000), quizás uno de los más importantes es la dificultad en evaluar las consecuencias distales de diferencias en las estrategias sociales de los machos. Mientras que en el caso de las hembras las características de los recursos por los que estas compiten (principalmente alimento) y las consecuencias últimas de sus estrategias conductuales (número de crías que sobreviven hasta la edad de la reproducción) son generalmente cuantificables a través de la observación directa, no pasa lo mismo en el caso de los machos.

El objetivo de este capítulo es revisar brevemente los conocimientos disponibles en cuanto a tres aspectos fundamentales para el estudio de las estrategias sociosexuales de los machos: patrones de dispersión; variaciones en el número de machos por grupo; caracterización de la relación entre conflicto y cooperación. Con base en esta información, en la segunda parte de esta disertación se establecerá un diseño concreto para el estudio de la conducta social de los machos *Alouatta palliata*.

II.1. Patrones de dispersión en primates

Al movimiento de salida de un animal joven de su lugar o grupo de nacimiento se llama emigración natal (Krebs y Davies 1981, Pusey y Packer 1987); cuando esta emigración resulta en la entrada en un nuevo grupo en que residan miembros del sexo opuesto se denomina transferencia natal (Pusey y Packer 1987, Dunbar 1988). Emigración o transferencia secundaria se refiere a cualquier movimiento entre unidades reproductivas que ocurra después de la emigración o transferencia natal. Finalmente, la filopatria natal se refiere a aquellos casos en que los individuos se reproducen dentro de su grupo de nacimiento, o dentro del ámbito hogareño de este (Pusey y Packer 1987). Los patrones de emigración y/o transferencia definen los regímenes de dispersión.

El estudio de la dispersión se ha desarrollado desde dos principales perspectivas. Por un lado, se han identificado factores selectivos que explican la evolución de los patrones de dispersión. Por otro lado, se han descrito los mecanismos proximales asociados a los movimientos de dispersión. En el siguiente apartado se revisará el primer tópico, y más tarde se examinarán las causas y consecuencias de las diferencias entre sexos en los patrones de dispersión entre los primates. En cuanto a los mecanismos proximales de dispersión, de acuerdo con Pusey y Packer (1987) en los primates se identifican tres tipos básicos: secuestro, expulsión, atracción por individuos extragrupal. En los primeros dos tipos un componente de coerción está presente, mientras que en el tercero los individuos se dispersan voluntariamente. Esta tipología parece ser consensual por lo que no se profundizará en el presente trabajo (*cf.* Field y Guatelli-Steinberg 2003).

II.1.1. Evolución de los patrones de dispersión

El desplazamiento entre unidades reproductivas es una respuesta adaptativa de los individuos a presiones potencialmente limitantes de su éxito reproductivo. Muchos estudios que han tratado la evolución de la dispersión se desarrollaron en torno a hipótesis de tipo único (unifactoriales); en estas, se identificó un factor o un escenario unificador que explicaría los patrones de

dispersión observados. Dentro de este abordaje se destacan las hipótesis de evitación de la endogamia (EE), de competición intrasexual reproductiva (CI); y de competición intragrupal por los recursos (CR) (Pusey y Packer 1987, Field y Guatelli-Steinberg 2003). Recientemente, se han propuesto modelos teóricos más complejos que interpretan la dispersión como el resultado de procesos de interacción dinámica entre varios factores (ej. Perrin y Mazalov 1999, 2000; Perrin y Lehmann 2001; Lehmann y Perrin 2003; Cadet *et al.* 2003; Kawecki 2003).

II.1.1.1. Hipótesis unifactoriales

Evitación de la endogamia (EE)

Algunos autores han defendido que la dispersión es una adaptación para la evitación de la endogamia (Itani 1972, Wilson 1975, Demarest 1977, Bengtsson 1978, Harcourt 1978, Packer 1979a, Pusey 1980). Esta hipótesis se basa en tres constructos fundamentales: la endogamia es costosa en términos evolutivos; los beneficios de la endogamia son menores que los costos y existen varios mecanismos que limitan la incidencia de apareamientos endogámicos.

El costo más referido de los apareamientos entre individuos emparentados es la depresión por consanguinidad. Esta depresión se debe a la expresión de fenotipos deletéreos por el aumento de la homocigosis en alelos recesivos (modelo de dominancia), y por los efectos cumulativos de la homocigosis en varios loci (modelo de sobredominancia) (Mitton 1993). Los efectos de la depresión por endogamia se han probado en especies de primates y otras, ya sea a través del aumento de la mortalidad infantil (ej. *Papio cynocephalus*: Alberts y Altmann 1995; *Leontopithecus rosalia*: Dietz y Baker 1993), por la disminución del potencial reproductivo de los adultos (ej. *Panthera leo*: Packer y Pusey 1993), o por una mayor susceptibilidad a enfermedades y parasitismo (ej. *Canis familiaris*: van Der Beek *et al.* 1999). Asimismo, la expresión de la depresión por endogamia varía entre especies y dentro de una misma especie, ya que es afectada por el número de alelos recesivos presentes (carga

genética: Makov y Bittles 1987), y por la interacción de estos con los factores ambientales (ej. *Melospiza melodia*: Keller *et al.* 1994).

Respecto a la relación entre costos y beneficios de la endogamia, aunque en algunos casos se ha defendido la existencia de ventajas para estos apareamientos (ej. reducción de los costos de recombinación genética: Dobzhansky 1970; aumento de la variabilidad genética entre poblaciones: Futuyma 1998), se ha demostrado que la disminución de la eficacia biológica a través de los procesos descritos anteriormente excede esos beneficios (*revisión en* Field y Guatelli-Steinberg 2003).

En el contexto de esta hipótesis, la dispersión, al separar físicamente individuos emparentados, habrá evolucionado por selección natural para evitar apareamientos consanguíneos. Varias predicciones asociadas a esta hipótesis han sido demostradas en primates (Field y Guatelli-Steinberg 2003). Por ejemplo, en varias especies los individuos se dispersan de sus grupos de nacimiento antes de madurar sexualmente, reduciendo de este modo la probabilidad de apareamientos con parientes (ej. *Alouatta palliata*: Glander 1992; *Lemur catta*: Pereira y Weiss 1991). También, los individuos que se dispersan evitan por veces grupos que incluyen parientes o individuos familiares (ej. *Gorilla gorilla beringei*: Harcourt 1978).

Competición reproductiva intrasexual (CI)

Algunos trabajos han señalado la competición intrasexual reproductiva como principal causa para la dispersión de los individuos (Henzi y Lucas 1980, Dobson 1982, Waser y Jones 1983, Moore y Ali 1984). Dobson (1982) defendió que en los mamíferos la dispersión de los machos se relaciona con la alta prevalencia de los sistemas de apareamiento poligínicos. Para el autor, este tipo de sistema está asociado a altos niveles de CI entre los machos. Sin embargo, en algunas circunstancias la CI también afecta a las hembras; cuando los machos prestan servicios esenciales para el éxito reproductivo de las hembras, estas podrán competir entre sí por el acceso a machos (ej.

protección contra infanticidio en *Gorilla gorilla beringei*: Watts 1996; vigilancia en *Presbytis thomasi*: Steenbeek 2000).

En el contexto de esta hipótesis, la dispersión es entendida como un mecanismo de adaptación a niveles variables de CI. En este sentido, en algunas especies los individuos abandonan grupos en que la competición por recursos sexuales es alta, y se dirigen hacia grupos en que ésta es más baja (Field y Guatelli-Steinberg 2003), en que pueden adquirir una posición más competitiva (Moore y Ali 1984), o en que existen más parejas sexuales (ej. *Macaca mulatta*: Drickamer y Vessey 1973) y/o de mayor calidad (ej. *Gorilla gorilla beringei*: Harcourt 1978). Cuando la emigración o transferencia es natal, los individuos se dispersan cuando se aproximan a la madurez sexual (ej. *Brachyteles hypoxanthus*: Strier 1999a; *Ptilocolobus badius*: Starin 2001), o poco después de que ésta haya sido alcanzada (ej. *Ateles paniscus*: Symington 1990; *Semnopithecus entellus*: Rajpurohit *et al.* 1995). En los casos de transferencia secundaria, se asume que los individuos que se dispersan serán los que tienen menores capacidades competitivas, ya sea por bajo rango social (ej. *Chlorocebus aethiops*: Henzi y Lucas 1980; *Alouatta seniculus*: Crockett y Pope 1988), o por otros factores limitantes (ej. edad: Field y Guatelli-Steinberg 2003).

Competición intragrupal por los recursos (CR)

En algunas especies la dispersión parece ser causada por la CR, normalmente alimenticios, ya sea por la existencia de una relación positiva entre dispersión y densidad poblacional, o entre dispersión y competición intragrupal (Greenwood 1980, Wrangham 1980). Ya que la disponibilidad de recursos limita más intensamente a las hembras (Trivers 1972), se espera que estas se dispersen cuando los niveles de CR sean altos, o cuando el acceso a los recursos no pueda ser asegurado (ej. *Alouatta seniculus*: Crockett 1984).

Existen indicadores que parecen soportar esta hipótesis en los primates. En algunas especies la dispersión es inducida por agresión por parte de los

miembros del grupo de nacimiento en contextos alimenticios, o está asociada a un bajo rango social (ej. *Brachyteles hypoxanthus*: Printes y Strier 1999, Strier 2000a). También, en ocasiones la dispersión sigue patrones estacionales, sugiriendo una relación con variaciones en la disponibilidad de recursos (ej. *Microcebus murinus*: Radespiel *et al.* 2002). Finalmente, en algunas especies los individuos se dispersan de grupos grandes a grupos más pequeños, en los que la competencia por alimento será menor, y también de grupos con menor disponibilidad de recursos a grupos con mayor disponibilidad (ej. *Presbytis thomasi*: Steenbeek y van Schaik 2001).

II.1.1.2. Hipótesis multifactoriales

Las hipótesis multifactoriales de la evolución de los patrones de dispersión han sido principalmente desarrolladas en torno a modelos teóricos. Aunque existen otras aproximaciones a esta cuestión, se revisan solamente en este apartado dos representativas de este tipo de abordaje.

Cadet *et al.* (2003) utilizaron un modelo metapoblacional para analizar la influencia de la estocasticidad demográfica sobre la evolución de los movimientos de dispersión de los individuos. De acuerdo con los autores, bajo la influencia exclusiva de procesos demográficos estocásticos se produce una diferenciación entre los hábitats; esta determina el patrón de dispersión observado en una especie. Encontraron que la probabilidad de dispersión aumenta en respuesta a aumentos en la mortalidad y competencia por el espacio, y disminuye cuando la fecundidad y la mortalidad asociada a la dispersión aumentan. Sin embargo, el efecto de la estocasticidad demográfica sobre la evolución de la dispersión parece disminuir a medida que el tamaño de las poblaciones aumenta; a partir de un cierto tamaño poblacional, la dispersión depende sobre todo de la estocasticidad ambiental. Por otro lado, demostraron que la dispersión promueve el movimiento de los individuos de hábitats saturados a hábitats menos poblados: la sobrepoblación provoca aumentos en la competencia por el espacio y recursos, determinando el tipo de dispersión. Cuando predominan los efectos de la competencia por recursos, la dispersión

es seleccionada; en contraste, cuando el efecto de la competición por el espacio es más importante, la filopatria es seleccionada.

Perrin y Mazalov (2000) estudiaron los efectos de la competición (intrasexual y por recursos) y de la depresión por endogamia sobre la evolución de la dispersión. En el modelo que desarrollaron (basado en la teoría de los juegos), asumieron que los sistemas de apareamiento pueden determinar diferencias sexuales en los patrones de dispersión, ya que las diferencias en el éxito reproductivo entre sexos dependen de los niveles de competición intrasexual y por recursos. En el análisis de su modelo, los autores demostraron que cuando la competición (sexual y por recursos) afecta igualmente a machos y hembras, la dispersión no presentará un sesgo sexual. Este sería el caso de especies monógamas, pero también de especies poliginicas y poliginandricas en que el éxito reproductivo de las hembras es condicionado por factores abióticos (ej. infanticidio). Por otro lado, cuando la competición intrasexual predomina sobre la competición por recursos, evolucionará la dispersión unisexual de los machos. Este sería el caso de las especies poliginicas y poliginandricas en que el éxito reproductivo de las hembras es limitado exclusivamente por factores intrínsecos [ej. potencial de monopolización de los recursos ('resource-holding potential')]. De acuerdo con los autores, este sesgo es acentuado por las interacciones entre las estrategias de los sexos: desde la perspectiva de la depresión por endogamia, la filopatria de las hembras aumenta las oportunidades sexuales para machos emparentados (cualquier apareamiento fuera del grupo de nacimiento es benéfico), y la dispersión de los machos disminuye las probabilidades de endogamia para las hembras (los machos presentes en su grupo no serán parientes).

II.1.1.3. Síntesis

La determinación de las causas últimas de la dispersión es complicada. La salida del grupo de nacimiento puede simultáneamente favorecer la EE y disminuir tanto la CI como la CR; así, estas hipótesis no son mutuamente

exclusivas. La discusión que se ha generado alrededor de la hipótesis de la EE ejemplifica estas dificultades.

Se han identificado mecanismos alternativos de EE que no implican dispersión: evitación conductual (ej. *Pan troglodytes*: Constable *et al.* 2001; *Brachyteles hypoxanthus*: Strier 2000a; *Ptilocolobus badius*: Starin 2001), apareamientos extragrupal (ej. *Alouatta seniculus*: Agoramoorthy y Hsu 2000; *Hapalemur griseus*: Nievergelt *et al.* 2002; *Pan troglodytes*: Gagneux *et al.* 1999; *Semnopithecus entellus*: Rajpurohit y Sommer 1993), supresión reproductiva (ej. *Callithrix jacchus*: de Oliveira 2001; *Saguinus oedipus*: Savage *et al.* 1996). Adoptando un razonamiento parsimonioso, algunos autores (ej. Moore y Ali 1984, Jack 2003) han defendido que ya que los mecanismos alternativos descritos anteriormente son biológicamente menos costosos, es poco probable que la dispersión haya evolucionado en el contexto de la EE.

Sin embargo, el análisis de los costos y beneficios de la dispersión es generalmente difícil (Field y Guatelli-Steinberg 2003), ya que cada parámetro considerado puede representar alternativamente un costo o un beneficio. Esta lectura ambivalente sugiere que la influencia de cada factor es situacional, variando en función de aspectos como la edad, el sexo, o el estatus reproductivo de los individuos, entre otros. Esta característica de los análisis de costos y beneficios es bien representada por un estudio reciente en el que Boinski *et al.* (2005) compararon los patrones de dispersión de tres especies de monos ardilla (*Saimiri boliviensis*, *S. oerstedii*, *S. sciureus*). Basándose en una vasta revisión bibliográfica, los autores identificaron 30 costos y beneficios (ecológicos, sociales, genéticos) normalmente asociados a la dispersión en mamíferos. Tratando cada uno de estos costos y beneficios como una hipótesis alternativa, encontraron que solamente cuatro no son aplicables a los patrones de dispersión de los monos ardilla.

Field y Guatelli-Steinberg (2003) revisaron los patrones de dispersión de los primates, encontrando datos relativos a esta cuestión para solamente 37

especies más las tres subespecies de chimpancés. Analizando la información que presentan en su Tabla 3 (*op. cit.*: pág. 29-39), se verifica que las causas para la dispersión pueden ser entendidas a través de alguna de las tres principales hipótesis para un 65% de las especies. La dispersión es determinada exclusivamente por la CI, la EE, o la CR en un 27.5%, 10%, y 2.5%, respectivamente. En las demás especies la dispersión depende de más de una de estas tres causas: el 5% de la CI y EE; el 10% de la CI y CR; el 10% de la CI, EE y CR. No se observó ningún caso de combinación de las hipótesis de EE y CR. Es también importante destacar que para ocho especies la asignación de las causas de la dispersión a una de las tres hipótesis es tentativa. Por ejemplo, para *Ptilocolobus badius* se han observado comportamientos que soportan cualquiera de las tres hipótesis. Asimismo, esos indicios conductuales varían entre poblaciones, obscureciendo aún más la determinación de las causas de la dispersión.

En conclusión, los datos disponibles para los primates indican que la CI es la causa de dispersión más frecuente. Sin embargo, otros factores, normalmente más difícilmente cuantificables, podrán jugar un papel importante en este campo. Los abordajes multivariados, al considerar simultáneamente las relaciones entre varios aspectos de la conducta y ecología de los animales, podrán permitir la obtención de una visión más completa de este proceso.

II.1.2. ¿Quien se dispersa?

Como se discutió anteriormente, diferencias fundamentales entre sexos, en cuanto a los factores que limitan la reproducción en los mamíferos, determinan el tipo de estrategias que cada sexo adopta con el objetivo de maximizar su eficacia biológica. En el esquema de la Figura 1.1, la distribución espacial de las hembras es representada como el resultado de las características de los factores ambientales (recursos y riesgos). De este modo, se asume que los patrones de dispersión de las hembras dependerán primordialmente de la distribución de los recursos, mientras que la dispersión de los machos será influenciada por la distribución de las hembras.

En la mayoría de las especies de vertebrados uno de los sexos típicamente se dispersa (Greenwood 1980, Waser y Jones 1983, Johnson y Gaines 1990); entre los mamíferos, los machos emigran o se transfieren con más frecuencia que las hembras (Krebs y Davies 1981, Dobson 1982). En el caso de los primates existe una gran variabilidad en los patrones de dispersión de acuerdo con el sexo (Pusey y Packer 1987).

II.1.2.1. Aspectos cuantitativos

La Figura 2.1 resulta de la recopilación de información en cuanto a los patrones de dispersión por sexo publicada en varios trabajos (Smuts *et al.* 1987: pág. 501-505; Nunn y van Schaik 2000: pág. 413-419; Sterck y Korstjens 2000: pág. 300-305; Field y Guatelli-Steinberg 2003: pág. 29-39). Se reunieron datos relativos a las tendencias de dispersión por sexo de 108 especies de primates, incluyendo todas las radiaciones evolutivas (prosimios, monos del nuevo y viejo mundo, y homínidos).

Los machos se dispersan de sus grupos de nacimiento en una mayoría de especies (55.6%), siguiendo aquellas especies en que ambos sexos se dispersan (32.4%), y por último, las especies en que las hembras abandonan el grupo natal (12%) ($\chi^2_2 = 30.722$, $p < 0.001$); en ningún caso los dos sexos permanecen simultáneamente en los grupos de nacimiento. La dispersión de los machos es el patrón más frecuente en lemures (representantes de los géneros: *Eulemur*, *Lemur*, *Microcebus*, *Propithecus* y *Varecia*), gálagos, lorís y potos (representantes de los géneros: *Galago*, *Galagoides*, *Otolemur*, *Perodicticus*, *Sciurocheirus*), monos cercopitecinos (representantes de los géneros: *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Chlorocebus*, *Cercopithecus*, *Miopithecus*, *Erythrocebus*, *Macaca*, *Papio*, *Mandrillus* y *Theropithecus*), y colobinos (representantes de los géneros: *Colobus*, *Presbytis* y *Semnopithecus*). Entre estos grupos, se destaca el carácter casi universal de la matrilocidad en los cercopitecinos (31 de las 32 especies consideradas) (Melnick y Pearl 1987, Pusey y Packer 1987, Di Fiore 2003). Ya en el caso de la dispersión bisexual, esta representa el patrón más común entre todos los monos del Nuevo Mundo,

tanto en calitricidos (familia Callitrichidae; representantes de los géneros: *Callimico*, *Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus* y *Saguinus*) como en cebidos (familia Cebidae; representantes de los géneros: *Alouatta*, *Aotus*, *Callicebus*, *Lagothrix*, *Pithecia* y *Saimiri*). Entre los hominoides, los cuatro géneros se reparten igualmente entre las categorías de dispersión bisexual (*Hylobates* y *Pongo*) y dispersión unisexual de hembras (*Gorilla* y *Pan*). Para varios géneros existe un desconocimiento absoluto del tipo de dispersión (ej. *Allocebus*, *Arctocebus*, *Cacajao*, *Cheirogaleus*, *Chiropotes*, *Euoticus*, *Lepilemur*, *Loris*, *Nycticebus* y *Periodictius*).

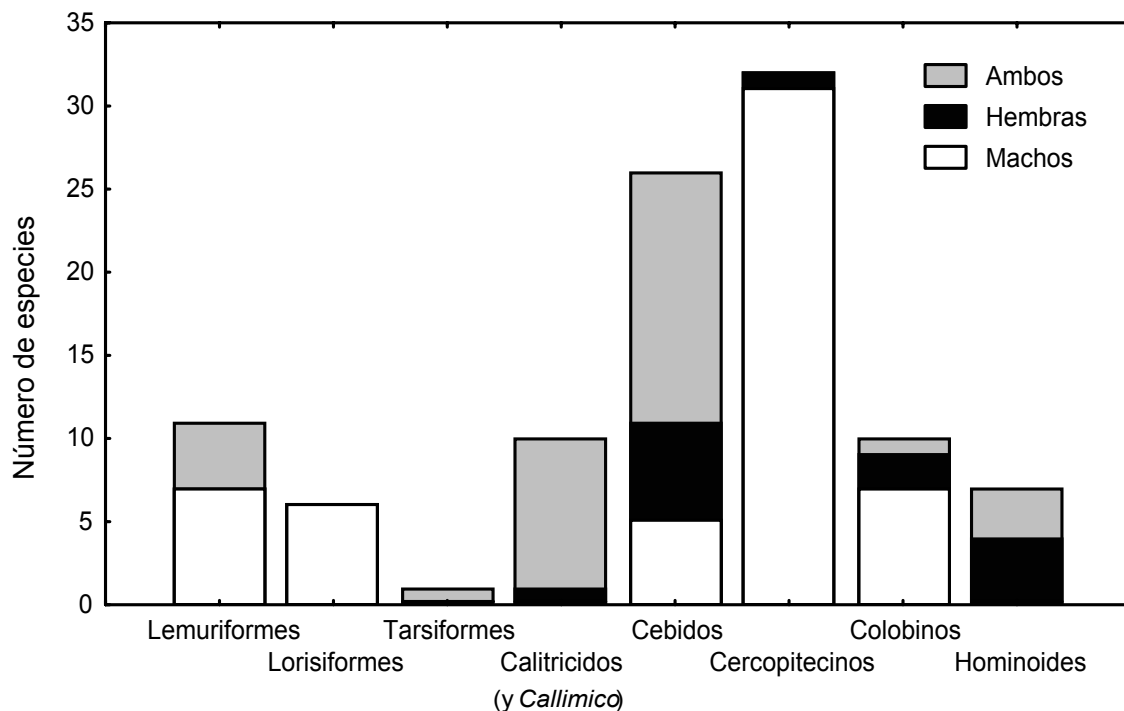


Figura 2.1. Patrones de dispersión en los primates de acuerdo con el sexo que emigra: Número de especies por radiación adaptativa.

Finalmente, es importante destacar que en varias especies, aunque se verifica una tendencia hacia un tipo de régimen de dispersión sexual, por veces existen excepciones. Por ejemplo, en gorilas de la montaña (*Gorilla beringei beringei*), normalmente las hembras se dispersan (Harcourt 1978); sin

embargo, los machos presentan estrategias de dispersión condicionales que dependen de múltiples factores, como la proporción sexual en los grupos de nacimiento, la edad del macho dominante de su grupo, y la relación de parentesco con este (Watts 2000). Así, los datos que se presentaron antes no deben ser considerados como una clasificación concluyente de los patrones sexuales de dispersión.

II.1.2.2. Filopatria de machos

Los patrones de agrupamiento y sociabilidad de los primates resultan de la relación entre las ventajas y las desventajas de la cooperación y competición por el acceso a los recursos. Sin embargo, la vida en grupo es en sí adaptativa, por lo que la evolución de patrones específicos de dispersión para cada sexo será mejor explicada por los beneficios de la cooperación entre individuos emparentados, i.e. entendida como el resultado de procesos sociales particulares.

En especies en que existe competición directa entre las hembras por los recursos, la necesidad de garantizar el acceso a recursos alimenticios que puedan ser monopolizados determinará la filopatria de estas (Wrangham 1980, van Schaik 1989, Isbell 1991). Esta relación se basa en el supuesto de que individuos emparentados pueden beneficiar de la adecuación inclusiva que emerge de la defensa cooperativa de los recursos y de la subsiguiente repartición de estos (van Hooff y van Schaik 1994). De este modo, se ha asumido que las tendencias de dispersión de las hembras son determinadas por el tipo de régimen competitivo que estas establecen entre sí. La dispersión de los machos de sus grupos de nacimiento será entonces una condición obligatoria cuando las hembras son filopátricas, i.e. un subproducto de las estrategias de las hembras.

En la muestra de primates referida anteriormente en 49 especies las hembras se dispersan; solamente en un 27.1% de estas los machos son filopátricos ($\chi^2_1 = 7.681$, $p < 0.01$), i.e. en la mayoría de los casos ambos sexos se dispersan: especies solitarias (ej. *Lepilemur mustelinus*, *Pongo pygmaeus*,

Tarsius bancanus), monogámicas (ej. *Aotus*, *Hylobates*), grupos familiares de calitricidos (ej. *Leontopithecus rosalia*, *Saguinus fuscicollis*), varias especies cuya dieta es en gran parte folívora (ej. *Alouatta*, *Gorilla beringei beringei*, *Presbytis thomasi*; cf. Moore 1984 y Dunbar 1988). Asimismo, en algunas especies los machos son filopátricos cuando se presentan determinadas condiciones, como por ejemplo cuando en grupos unimacho los hijos del macho dominante son tolerados en el grupo (ej. *Gorilla*: Robbins 2007; *Alouatta seniculus*: Pope 1990). La permanencia sistemática de los machos en sus grupos de nacimiento solamente ocurre entre los Atelini (*Ateles*: Fedigan y Baxter 1984, McFarland y Symington 1987, Ahumada 1989; *Brachyteles*: Milton 1985a, Strier 1994; *Lagothrix*: Di Fiore y Fleischer 2005), *Pan* (Stumpf 2007), *Papio hamadryas* (Kummer 1968), *Ptilocolobus* (*P. tephrosceles*: Struhsaker y Leland 1987; *P. badius*: Starin 2001), y *Saimiri oerstedii* (Boinski et al. 2005).

De este modo, cuando las hembras se dispersan los machos no siempre optan por la filopatría; la permanencia de los machos en los grupos de nacimiento dependerá por lo tanto de otros factores que no solamente la dispersión de las hembras. Se considera que la competición intrasexual intensa que existe entre machos limita la formación de grupos de machos emparentados, y explica la alta proporción de dispersión bisexual en las especies en que las hembras no son filopátricas. Esta competición implica normalmente una mayor intolerancia entre machos, conduciendo al abandono forzado (expulsión), y/o promueve los movimientos de los machos entre grupos en la búsqueda de mejores condiciones reproductivas (atracción hacia individuos extragrupal).

Así, la patrilocalidad parece ser excepcional en los primates. No existe una hipótesis unificadora que explique las circunstancias asociadas a la evolución de este patrón; existen propuestas específicas, en algunos casos poco profundizadas, para especies o grupos de especies emparentadas.

En el caso de los papiones hamadryas (*Papio hamadryas*), la observación de que los machos parecen mantener fuertes vínculos, aparentemente basados en las relaciones de parentesco, llevó a Kummer (1968) a considerar que estos serían filopátricos. Sin embargo, otros estudios han demostrado que los machos inmaduros abandonan su bando¹ de nacimiento y establecen, durante periodos de tiempo variables, asociaciones con otros bandos dentro o fuera de su tropa (Sigg *et al.* 1982, Abegglen 1984). Asimismo, en la región del Río Awash se han observado machos hamadryas juveniles y adultos en bandos de papiones anubis (*Papio anubis*) y de híbridos de estas dos especies (Phillips-Conroy *et al.* 1991, 1992); estos datos confirman que la dispersión de los machos en esta especie es común. En otro estudio, Chalyan *et al.* (1994) encontraron que las relaciones de parentesco entre hembras parecían influenciar la composición de los bandos, mientras que el parentesco entre los machos parecía afectar otros niveles dentro de la estructura de agrupamiento de los hamadryas (clanes). Estas observaciones sugieren que en esta especie ambos sexos intentan residir con parientes del mismo sexo.

Los colobos rojos, tal como la mayoría de los colobinos, consumen grandes cantidades de hojas, pero presentan una gran preferencia por hojas jóvenes (Fashing 2007). También, en algunas poblaciones del oeste de África su dieta incluye proporciones casi equivalentes de hojas, frutos, y semillas [ej. *Piliocolobus badius*: Tai, Costa de Marfil (Wachter *et al.* 1997); Tiwai, Sierra Leona (Davies *et al.* 1999)]. En contraste con los monos ardilla peruanos (*Saimiri boliviensis*), que explotan fuentes de alimento de gran tamaño, los monos ardilla centroamericanos (*S. oerstedii*) usan recursos de tamaño reducido y baja densidad, normalmente agotables por el forrajeo de uno o pocos individuos (Mitchell *et al.* 1991, Boinski 1999). La dieta de los chimpancés, bonobos, monos lanudos, y monos araña es altamente frugívora [64%, >55% (Conklin-Brittain *et al.* en prensa), >75% y >60% (Di Fiore y

¹ Las sociedades multinivel de los hamadryas incluyen cuatro niveles de agrupamiento: los harenes, que son grupos estables de un macho y una o más hembras; los clanes son agregaciones de harenes, en que los machos están normalmente emparentados; los bandos, que son agrupamientos de clanes; las tropas, que resultan de la conjunción de varios bandos.

Campbell 2007), respectivamente]. Finalmente, los muriquis, aunque siguen una dieta folívora [*Brachyteles hypoxanthus*: ~50% de hojas en la dieta (Strier 1991, Lemos de Sá 1988 en Di Fiore y Campbell 2007); *B. hypoxanthus*: >65% (Milton 1984)], presentan adaptaciones morfológicas (ej. procesamiento rápido del alimento) y de ingesta que los acercan a los otros Atelini en términos de estrategia de forrajeo (Milton 1984). Así, ya sea por la distribución espaciotemporal del alimento (*Ptilocolobus*, *Saimiri oerstedii*, *Pan*, *Lagothrix* y *Ateles*) o por particularidades de la estrategia de forrajeo (*Brachyteles*), en estos primates el número de individuos que puede ocupar simultáneamente una fuente alimenticia es limitado. De acuerdo con las propuestas del modelo ecológico, estas características promoverán la dispersión de las hembras de sus grupos de nacimiento (Wrangham 1980), por lo que en estas especies parecen existir condiciones similares en términos de potencial para la filopatria de los machos.

La filopatria de los machos ha sido observada en varias especies de monos colobos rojos (*Ptilocolobus badius*: Starin 2001; *P. tephrosceles*: Struhsaker y Leland 1987). Noë (1999) propuso que en *P. badius* las hembras (que se dispersan) eligen los grupos de acuerdo con la calidad de los ámbitos hogareños de los machos, lo que sugiere que en esta especie los machos atraen a las hembras hacia sus grupos a través de una estrategia de defensa de los recursos (*sensu* 'area-defense polygamy' en Emlen y Oring 1977). Bajo estas circunstancias, las ventajas de la cooperación entre machos emparentados para la defensa de un territorio podrán explicar la evolución de la filopatria. Una situación similar existe en *Pan* (*P. paniscus* y *P. troglodytes*) y en los Atelini, en que machos emparentados defienden un área dentro del cual varias hembras forrajean en subgrupos. Sin embargo, a diferencia de los colobos rojos, estas especies presentan un sistema del tipo fisión-fusión, una circunstancia que también podrá haber favorecido la selección de la cooperación entre los machos, ya que el monitoreo de hembras espacialmente dispersas dentro de las comunidades es más difícil. En el caso de *Saimiri oerstedii* los machos defienden activamente los miembros de los grupos, en particular los inmaduros, contra los depredadores (Boinski 2000). Esta especie

es especialmente vulnerable a la depredación, y las hembras cuyas crías desaparecen normalmente emigran antes de la siguiente temporada reproductiva (Boinski 1987a, b). Esto sugiere que las hembras se dispersan con el objetivo de encontrar grupos en que la protección contra la depredación sea más eficaz (Boinski *et al.* 2005); la cooperación entre machos emparentados para la vigilancia y hostigamiento de los predadores puede ser fundamental para el reclutamiento y permanencia de hembras.

En conjunto, los dos aspectos discutidos anteriormente (características ecológicas que justifican la dispersión de las hembras y sistemas en que los machos siguen una estrategia de defensa de recursos y defensa contra riesgos) sugieren que la patrilocalidad estará asociada a procesos adaptativos análogos en estos taxa filogenéticamente distantes. También, en estas especies la filopatria de los machos podrá estar relacionada con la necesidad de cooperación para la defensa de territorios (y contra depredadores en *Saimiri oerstedii*). Sin embargo, esta información no explica bajo que circunstancias evoluciona la cooperación entre machos emparentados, ni porqué este patrón es infrecuente entre los primates.

Pope (2000a) abordó la cuestión de la evolución de los patrones de dispersión en los platirrinos. Asumiendo un sistema de apareamiento monogámico ancestral para los primates Neotropicales, la autora propuso que, partiendo de ciertos cambios críticos en factores ecológicos, la patrilocalidad puede ser explicada como el resultado de una trayectoria evolutiva que condujo a un sistema poliginandrico (Figura 2.2). A lo largo de este proceso los cambios en los regímenes de explotación de los recursos se habrán acompañado de alteraciones en el grado de territorialidad y en los patrones de dispersión por sexo. Aunque este modelo ha sido enunciado con base en información que parece confirmar los escenarios propuestos, algunos de los fundamentos críticos en que se apoya no son especificados o no concuerdan con la información disponible en cuanto a la ecología de la conducta de los platirrinos. Por ejemplo, en el paso de la monogamia a la poliginia de pequeños grupos es

razonable considerar que en condiciones de saturación del hábitat un relajamiento en la territorialidad podrá haber sido el principal determinante para el cambio de las relaciones entre grupos (mayor tolerancia hacia hijos en territorios adyacentes). Sin embargo, en el segundo paso, la autora no define el proceso a través del cual grupos familiares se fusionan formando unidades poliginandricas. De manera implícita, la autora asume que la hipotética tolerancia entre machos con diferentes grados de parentesco que emerge en grupos poliginicos, es una condición suficiente para el surgimiento de grupos multimacho con patrilocalidad.

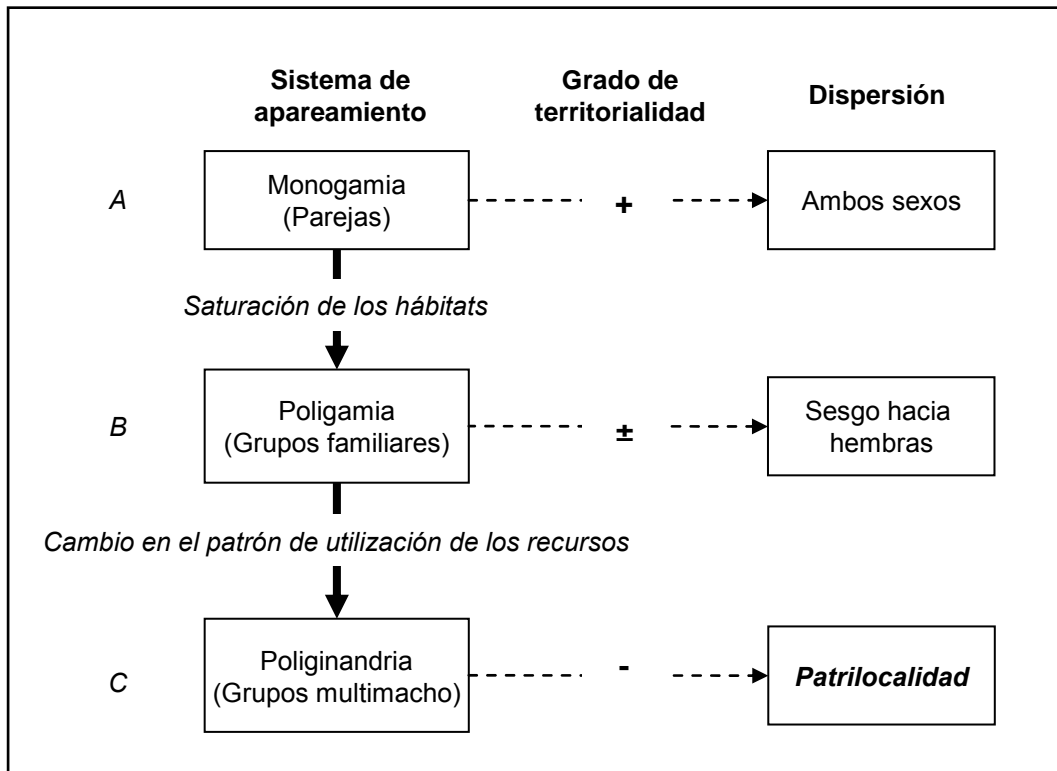


Figura 2.2. Modelo de la evolución de la patrilocalidad en platirrininos de acuerdo con Pope (2000a). Se asume un cambio progresivo de los sistemas de apareamiento y respectivos patrones de dispersión por sexo, mediado por los efectos del grado de territorialidad sobre las relaciones espaciales entre grupos. Esta trayectoria habrá sido promovida por la saturación de los hábitats (de A a B) y por cambios en los patrones de utilización de los recursos (de B a C).

Las dificultades para explicar porqué en algunos casos las estrategias conductuales de los machos conducen a los altos niveles de tolerancia

intragenérica asociados a la filopatria y en otros casos no, resultan muchas veces en este tipo de planteamientos con una base parsimoniosa pero incompleta. Aunque es probable que en los Atelini (y en *Pan*) la patrilocalidad tenga una base filogenética, las homologías dicen poco en cuanto a las causas evolutivas específicas de los patrones de dispersión. De igual modo, Struhsaker (2000) en una discusión sobre la demografía de los colobos rojos (*Piliocolobus*) refiere que el '*... alto grado de tolerancia entre machos estrechamente emparentados, o al menos nacidos en el mismo grupo, parece ser un resultado de la historia evolutiva, i.e. filogenia*' (Pág. 110). También en el caso de este género se defiende la existencia de un trasfondo filogenético para la filopatria de los machos, pero no se esclarecen las causas asociadas a su evolución.

En conclusión, las causas asociadas a la evolución de la patrilocalidad son en general poco conocidas. La filogenia podrá explicar la filopatria, ya que los patrones de dispersión son filogenéticamente conservadores (Strier 2000b). Sin embargo, otros factores, como las estrategias reproductivas y las historias de vida, serán con gran probabilidad determinantes para entender bajo que circunstancias los beneficios de la cooperación con parientes rebasan los beneficios de la búsqueda activa de grupos con determinadas características: mientras que los machos que se dispersan pueden intentar integrarse en grupos con proporciones sexuales más favorables (*cf.* Apartado II.4.3), las perspectivas reproductivas de los que permanecen en sus grupos de nacimiento dependen del número de machos que nacen y superviven en su grupo, y de la capacidad de atraer hembras hacia su grupo. Finalmente, y como se verá más adelante, la dispersión natal de los machos no siempre impide la interacción entre parientes. La dispersión paralela (van Hooff 2000) incluye aquellos casos en que los machos inmigran conjuntamente o emigran hacia grupos en que residen machos familiares; este tipo de dispersión promueve el establecimiento de relaciones cooperativas entre parientes en ausencia de filopatria.

II.2. El número de machos en grupos de primates

El número de machos por grupo, y la proporción de machos adultos por hembra, presentan una importante variación entre especies de primates, así como en cada especie. Si las hembras son un recurso limitado para los machos, entonces el número de machos en un grupo dependerá del número de hembras adultas y de la capacidad de monopolización de las oportunidades de apareamiento por parte de cada macho (Goss-Custard *et al.* 1972, Emlen y Oring 1977, Andelman 1986, Terborgh y Janson 1986, Clutton-Brock 1989, Janson 1992, van Schaik 1996, Mitani *et al.* 1996a). El potencial de monopolización dependerá de varios factores [discutidos originalmente por Emlen y Oring (1977)], entre los que se incluye la duración de la temporada de apareamiento, el grado de sincronía de los estros, y el grado de dispersión espaciotemporal de los grupos. En el próximo apartado se examinan brevemente los conceptos de distribución temporal y espacial de las hembras y su influencia sobre el número de machos por grupo. Posteriormente, se revisarán y compararán los principales trabajos que han explorado esta cuestión.

II.2.1. Efectos espaciales y temporales de la distribución de las hembras

Tal como el alimento es un recurso que limita la reproducción de las hembras, las hembras son un recurso limitado para los machos; así, algunos aspectos discutidos anteriormente respecto a la relación entre distribución de los recursos alimenticios y posibilidades de defensa por las hembras son igualmente aplicables a la defensa de las hembras por los machos. De este modo, los machos pueden monopolizar con mayor facilidad a las hembras cuando estas están concentradas espacialmente (Emlen y Oring 1977, van Schaik y van Hooff 1983); esta concentración ocurre cuando las hembras se reúnen en grupos permanentes y estables.

Ya que el éxito reproductivo de los machos aumenta proporcionalmente al número potencial de parejas sexuales, estos serán atraídos por grupos con más hembras fértiles. Sin embargo, de la misma manera que los recursos

alimenticios de mayor calidad podrán conducir a mayor competición, grupos con más hembras serán más valiosos, atrayendo más competidores (Andelman 1986, Altmann 1990).

Por otra parte, un macho que se encuentre en consorcio sexual con una hembra tendrá, en principio, menor capacidad de defensa de otras hembras grupales también receptivas (Newton 1988). Además, un mayor número de hembras receptivas podrá atraer machos extragrupales (Harcourt 1978, Pusey y Packer 1987). Así, cuanto mayor sea el número de hembras simultáneamente receptivas en un grupo menor será la probabilidad de que un sólo macho pueda monopolizar la reproducción (Trivers 1972, Emlen y Oring 1977). En especies solitarias, la sincronía de varias hembras dentro de un mismo territorio también reducirá las posibilidades de monopolización por un sólo macho (van Schaik y Kappeler 1993).

II.2.2. Análisis comparativos de los efectos espaciales y temporales sobre el número de machos en grupos de primates

El número de machos en grupos de primates se ha relacionado con los efectos temporales, con los efectos espaciales o con ambos factores. Las diferencias entre los resultados de los diferentes trabajos que han estudiado estas relaciones parecen deberse a tres principales causas: diferencias en los indicadores utilizados para el análisis de los efectos temporales; diferencias en el tamaño y características de las muestras utilizadas; tipo de análisis estadísticos realizados.

En los primeros trabajos que analizaron esta cuestión (Andelman 1986, Ridley 1986, Dunbar 1988, Altmann 1990, Mitani *et al.* 1996a) se demostró la influencia de uno u otro tipo de efecto. Las muestras utilizadas por Andelman (1986) y Dunbar (1988) fueron pequeñas, y en el caso del primer estudio, limitadas a un solo grupo taxonómico (monos cercopitecinos). En estos dos trabajos los efectos espaciales fueron demostrados. Ridley (1986) utilizó una muestra considerablemente mayor y demostró la importancia de los efectos

temporales. Este trabajo fue criticado por Altmann (1990) quien de manera breve (y fundamentalmente cualitativa) defendió la primacía de los efectos espaciales. Finalmente, Mitani *et al.* (1996a) utilizaron una muestra amplia que analizaron tomando en cuenta las relaciones filogenéticas entre especies. En este trabajo las variables utilizadas fueron organizadas en categorías binarias, lo que redujo la robustez de los resultados; los autores encontraron solamente una relación entre el número de hembras y el número de machos.

En una segunda generación de estudios se introdujeron innovaciones a nivel del diseño teórico y estadístico, y se particularizó la escala de análisis del nivel de especie al nivel de grupo. Nunn (1999a) y Dunbar (2000) utilizaron la muestra de Mitani *et al.* (1996a) para demostrar una influencia sinérgica de los efectos temporales y espaciales sobre el número de machos por grupo. Basándose en distintos indicadores del grado de traslape de los estros de las hembras, convergieron en la utilización de variables de predicción continuas, lo que parece explicar las diferencias entre sus resultados y los de Mitani *et al.* (*op.cit.*). Altmann (2000) siguió un abordaje secuencial para el estudio de esta relación: partió del análisis de Andelman (1986) de los patrones de agrupamiento de los cercopitecinos, comparó diferentes especies de papiones, y analizó variaciones temporales de algunos grupos de una sola especie. La autora verificó que el poder predictivo del número de hembras sobre el número de machos disminuye de los niveles más generales (comparaciones entre especies) a los particulares (variaciones temporales). Esta variable es, no obstante, la que mejor explica la presencia de machos en los grupos, ya el número de machos en un determinado momento se relaciona con la presencia de hembras en estro. Sin embargo, los patrones de migración de estos varían en función del número de hembras en estro, sugiriendo que los efectos espaciales y temporales condicionan las estrategias de agrupamiento de los machos a diferentes niveles.

En conclusión, el número de machos en grupos de primates parece ser determinado tanto por el número de hembras como por el grado de

sincronización de los estros. Esta relación parece variar de acuerdo con el nivel de análisis considerado (ej. especies, poblaciones), y dependerá seguramente de otros factores que no han sido evaluados hasta el momento. Entre estos se destacan, por ejemplo, variaciones en la capacidad de discriminación por parte de los machos de los periodos fértiles de las hembras (ej. Engelhardt *et al.* 2005, 2006), los efectos de las características demográficas sobre el reclutamiento de individuos (ej. Pope 1998), o la influencia de la estocasticidad ambiental sobre la proporción sexual en las poblaciones (ej. Pavelka y Chapman 2005).

II.3. Relaciones sociales entre primates machos

En los apartados anteriores se ha visto que los primates machos se dispersan de sus grupos de nacimiento en una mayoría de especies, y que la patrilocalidad parece haber evolucionado bajo circunstancias específicas en pocas especies. Por otro lado, el número de machos que se reúne en los grupos de primates es determinado por el potencial de monopolización de las oportunidades reproductivas (medido a través de la distribución espaciotemporal de las hembras). Estos dos aspectos, patrones de dispersión y potencial de monopolización, representan un punto de partida para el estudio de las relaciones sociales que los machos establecen y mantienen entre si.

II.3.1. Modelización de la evolución de las relaciones sociales entre machos

Tal como en el caso de las hembras, las relaciones sociales entre machos habrán evolucionado de acuerdo con las características de los recursos por los que estos compiten. Como se notó anteriormente, el recurso que limita primordialmente el éxito reproductivo de los machos es el acceso a parejas sexuales, y específicamente, la fertilización de hembras. Sin embargo, al contrario de los recursos alimenticios las fertilizaciones no se pueden compartir (van Hooff y van Schaik 1994), por lo que para los machos la maximización de la eficacia biológica sigue una lógica de 'todo-o-nada'. De este modo, las estrategias desarrolladas por los machos para la competición intrasexual son fundamentalmente distintas de las de las hembras.

Como se revisó anteriormente, los patrones de agrupamiento de los machos se relacionan con el grado de monopolización de las oportunidades reproductivas, que a su vez depende de los efectos del número de hembras y del grado de traslape de sus periodos de receptividad sexual. La monopolización de las hembras es más probable cuando estas se concentran espacialmente y están receptivas en diferentes momentos; en contraste, cuando las hembras se dispersan espacialmente y/o están receptivas sincrónicamente la posibilidad de monopolización disminuye. En el primer caso

se espera que la competición entre los machos sea de tipo directo, mientras que en el segundo será de tipo indirecto; cada uno de estos escenarios competitivos estará a su vez asociado al desarrollo de relaciones sociales específicas en diferentes especies de primates (Figura 2.3).

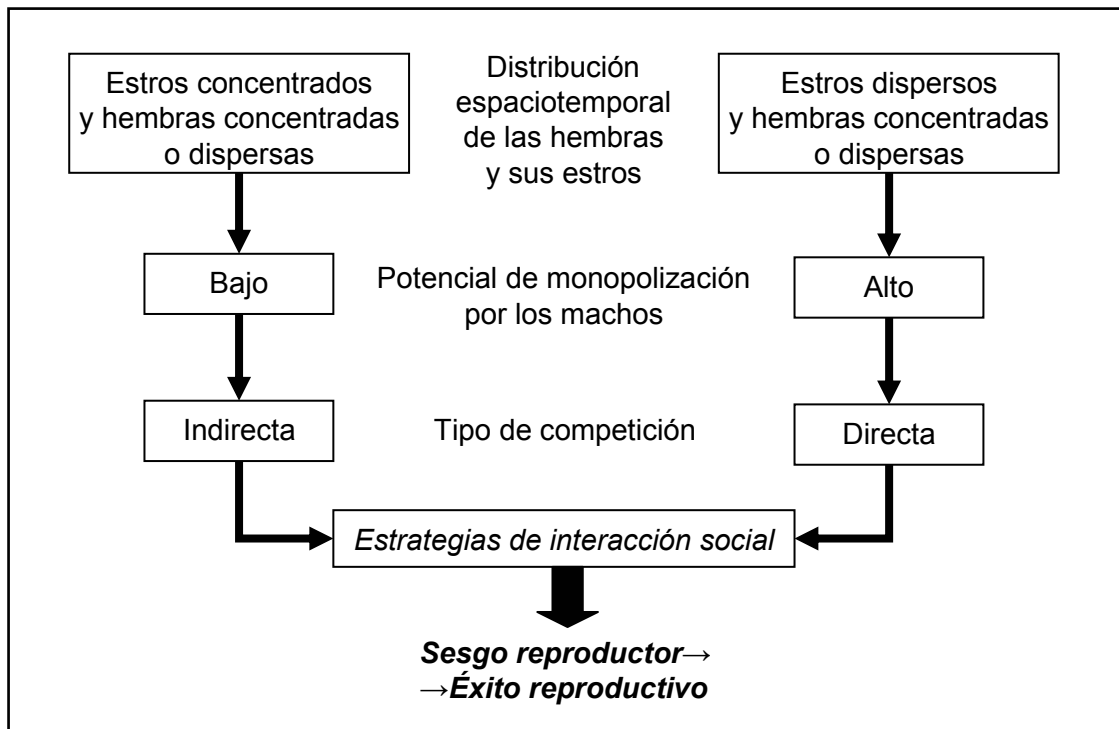


Figura 2.3. Representación de un modelo causal de las relaciones sociales entre machos en primates. Se considera la influencia que los efectos temporales y espaciales de la distribución de las hembras ejercen sobre las posibilidades de monopolización de los machos, y los tipos de competición asociados a cada uno de los dos escenarios propuestos.

El grado de sesgo reproductivo asociado a cada uno de esos regímenes, y que determina el éxito reproductivo de cada macho, resulta de la interacción entre las estrategias sociales de los individuos. Este planteamiento es el que se ha propuesto en la modelización de la conducta de los machos en primates (van Hooff y van Schaik 1992, 1994).

Aunque esta aproximación resume las relaciones entre algunos de los factores determinantes para la comprensión de la evolución de las relaciones

sociales entre machos, no considera la influencia de otros factores fundamentales. Entre estos, es particularmente importante tener en cuenta las estrategias reproductivas de las hembras, las estrategias reproductivas alternativas de los machos, y otros mecanismos de competición intrasexual e intrasexual indirecta.

II.3.2. Mecanismos de competición reproductiva indirecta

En los primates el dimorfismo en tamaño corporal y tamaño de los caninos parece resultar de la acción de la selección sexual (Clutton-Brock 1988, van Hooff y van Schaik 1994, Plavcan 2004). Aunque han existido dificultades en la evaluación de los factores que determinan la variación interespecifica observada en estas características, los dimorfismos sexuales han sido relacionados con la intensidad de la competición entre machos (ej. Crook 1972; Clutton-Brock *et al.* 1977; Leutenegger y Kelly 1977; Harvey *et al.* 1978; Clutton-Brock 1985; Cheverud *et al.* 1986; Kay *et al.* 1988; Kappeler 1990; Plavcan y van Schaik 1992, 1997; Ford 1994; Plavcan *et al.* 1995; Mitani *et al.* 1996b; Plavcan 1999; Lindenfors 2002; Thorén *et al.* 2006). De este modo, la presencia/ausencia y grado de dimorfismo sexual es un indicador indirecto del tipo de régimen de competición que existe entre los machos de una especie, y de este modo, un punto de partida para el estudio de sus estrategias conductuales.

Sin embargo, aunque el dimorfismo sexual se relaciona con los regímenes de competición entre machos, otros mecanismos actúan en el ámbito de la selección sexual. Así, el éxito reproductivo de los machos depende no solamente de los esfuerzos competitivos directos que estos desarrollan con el fin de aparearse con las hembras, como también de mecanismos de competición indirecta que ocurren después de los apareamientos. Estos mecanismos de selección sexual poscopulatoria incluyen la competición espermática, el infanticidio, la elección críptica del esperma por las hembras, así como otras características reproductivas fisiológicas y conductuales de las hembras.

II.3.3.1. Competición espermática

Aunque existe una gran variación en los sistemas de apareamiento de los primates, en una mayoría de especies las hembras copulan con más de un macho durante cada periodo fértil (van Schaik *et al.* 1999). Hembras que viven en pares (ej. *Cheirogaleus medius*: Fietz *et al.* 2000; *Hylobates*: Sommer y Reichard 2000), en grupos cohesivos unimacho (ej. guenons: Cords 2000) o multimacho (ej. *Alouatta seniculus*: Agoramoorthy y Hsu 2000), se aparean poliandricamente, haciéndolo muchas veces con machos extragrupales. De este modo, las condiciones necesarias para la ocurrencia de selección sexual poscopulatoria, i.e. apareamientos múltiples, son comunes en los primates.

La variación observada en el tamaño relativo de los testículos de los primates machos de acuerdo con el sistema de apareamiento ha sido relacionada con la competición espermática. Testículos mayores se asocian a una mayor producción de espermatozoides, y de este modo, a la posibilidad de inseminar más espermatozoides por eyaculación y de eyacular con mayor frecuencia (Birkhead y Kappeler 2004). Los machos de especies monógamas y poliginicas presentan normalmente testículos menores que las que se aparean poliandricamente, tanto en antropoides (Harcourt *et al.* 1981, Harvey y Harcourt 1984, Møller 1988) como en prosimios (Kappeler 1993, 1997), y tienen penes más largos y morfológicamente más complejos (Dixson 1987). Asimismo, en especies con apareamiento poliginandrico el volumen del segmento central de los espermatozoides es mayor (indicando mayor motilidad; Anderson y Dixson 2002), los espermatozoides son más largos (Gomendio y Roldan 1991, Dixson 1993), los túbulos seminíferos son más grandes (indicando mayor producción de espermatozoides; Dixson 1998), y la cantidad de espermatozoides móviles es mayor (Møller 1988, Peláez *et al.* 1997). Finalmente, variaciones en los patrones de apareamiento parecen también estar asociadas a diferencias en los sistemas de apareamiento. Cuando las hembras se aparean poliandricamente los machos eyaculan con mayor frecuencia y existen más intromisiones por cada cópula que son normalmente más largas (Dixson 1998). Estas evidencias

apoyan la existencia de una relación entre la intensidad de la competición espermática y los sistemas de apareamiento.

En algunas especies con apareamientos poliándricos el semen de los machos coagula rápidamente después de la eyaculación, formando un tapón sólido en la entrada del canal vaginal (ej. *Lemur catta*: Sauther 1991; *Brachyteles arachnoides*: Milton 1985a). Estos tapones copulatorios no parecen constituir una barrera física real para los machos que se apareen posteriormente; son por veces removidos con la mano por las hembras (ej. *Lemur catta*: Kappeler observación personal en Birkhead y Kappeler 2004) y/o por los machos (ej. *Brachyteles hypoxanthus*: Strier 1999a), o con el pene durante una nueva intromisión (ej. *Lemur catta*: Parga 2003). La principal función de los tapones copulatorios será así facilitar la retención del esperma (Dixson 1998). De este modo, este mecanismo de competición espermática tendrá que ser normalmente acompañado de vigilancia por parte de los machos.

La vigilancia de pareja ('mating guarding') comprende aquellos casos en que los machos mantienen una gran proximidad respecto a una hembra receptiva con el objetivo de limitar el acceso de otros machos a esta (antropoides: Dixson 1998; prosimios: Jolly 1967); esta conducta puede así beneficiar también el éxito del macho al nivel de la competición espermática. La vigilancia es más exitosa si ocurre en el ámbito de un consorcio, i.e., cuando la asociación resulta de las acciones coordinadas de los dos individuos. En estos casos, se ha propuesto que las hembras se benefician del establecimiento de consorcios por la disminución de la probabilidad de ser asediadas por otros machos (Smuts y Smuts 1993). En otros casos la vigilancia incluye acciones coercitivas de los machos, como en el caso del pastoreo agresivo de las hembras que ocurre en algunas especies (ej. *Papio hamadryas*: Kummer 1968; *P. cynocephalus*: Henzi *et al.* 1998). Es importante tener en cuenta que en varias especies las hembras establecen consorcios de manera consecutiva con

diferentes machos, por lo que en muchos casos la vigilancia no es suficiente para que los machos aseguren su éxito reproductivo.

II.3.3.2. El infanticidio

La coerción sexual es una estrategia reproductiva común de los machos (Smuts y Smuts 1993, Clutton-Brock y Parker 1995), y se define como el empleo de la fuerza (o la amenaza de su utilización) con el fin de aumentar las probabilidades de apareamiento con una hembra; la coerción implica siempre algún costo para la hembra. De este modo, la coerción incluye varios tipos de conductas de los machos, desde el pastoreo agresivo de los machos en *Papio hamadryas* (Kummer 1968), a los ataques por parte de machos dominantes a hembras que se aparean con machos subordinados en *Macaca mulatta* (Manson 1992), o las cópulas forzadas observadas en *Pongo pygmaeus* (Mitani 1985).

El infanticidio practicado por machos en los primates cumple con los criterios de la definición de coerción sexual de Smuts y Smuts (1993). Primero, los machos infanticidas emplean la fuerza tanto para retirar la cría de su progenitora como para matarla (ej. *Alouatta seniculus*: Agoramoorthy y Rudran 1995). Segundo, ya que las hembras tienen una capacidad reproductiva limitada, y porque al perder una cría pierden, como mínimo, la inversión de tiempo y recursos realizada en la gestación, esta estrategia reproductiva implica costes para las hembras (van Schaik 2000a). También, cuando el infanticidio es más probable, las hembras emplearán más tiempo en vigilancia para evitar ataques de machos (ej. *Presbytis thomasi*: Steenbeek 2000), disponiendo así de menos tiempo para otras actividades, como el forrajeo. Tercero, muchas veces las hembras se aparean con los machos infanticidas (*Gorilla gorilla beringei*: Watts 1989; *Semnopithecus entellus*: Hrdy 1974), por lo que el infanticidio probablemente incrementa el éxito reproductivo de esos machos.

Para ser considerado una estrategia adaptativa, el infanticidio debe cumplir con un conjunto de requisitos: la probabilidad de que el macho infanticida sea el progenitor de la cría deberá ser nula o próxima a cero; la muerte de la cría deberá anticipar el momento en que la madre podrá ser fertilizada; el macho deberá poder incrementar sus probabilidades de generar una nueva cría (van Schaik 2000a). Estas condiciones parecen verificarse para el infanticidio en primates (van Schaik 2000a), por lo que este se explica en el contexto de la selección sexual de estrategias reproductivas de los machos (van Schaik 2000b). En los primates las especies en que las hembras transportan las crías (todos los antropoides y varios prosimios: van Schaik y Kappeler 1993) y que presentan una proporción lactancia/gestación alta (van Schaik 2000a) son más vulnerables al infanticidio.

II.3.3.3. Elección de pareja: Estrategias pre y poscopulatorias de las hembras

Los patrones de apareamiento y paternidad dentro de un grupo dependen de varios procesos: de la elección de pareja por las hembras y por los machos, de la competición intrasexual entre machos y entre hembras, y de los conflictos entre sexos (Small 1989, Manson 2007). En este apartado se revisarán las evidencias de la existencia de elección de pareja por las hembras.

La elección de pareja por las hembras parece resultar de un compromiso estratégico entre la selectividad y la promiscuidad. Uno o varios de los siguientes criterios son utilizados por los primates hembras en el proceso de elección de pareja: rango de los machos; acceso a recursos alimenticios; protección; evitación de la endogamia; características indicadoras de 'buenos genes' (*sensu* Zahavi 1975). En varias especies las hembras elijen como pareja a los machos dominantes o de alto rango (ej. *Alouatta palliata*: Jones 1985; *Cebus apella*: Janson 1984, Welker *et al.* 1990; *Chlorocebus aethiops*: Keddy 1986; *Pongo pygmaeus*: Fox 2002). Aunque la elección preferencial de machos dominantes se podrá relacionar funcionalmente con la selección de características potencialmente heredables (ej. temperamento, tamaño corporal), es más probable que se base en beneficios directos que estos

puedan aportar a las hembras. Este sería el caso de aquellas especies en que los machos dominantes les faciliten (ej. *Pan troglodytes*: Tutin 1979), a ellas o a sus crías, (*Cebus apella*: Janson 1984) el acceso a fuentes de alimento monopolizables, y las protejan de machos infanticidas (ej. *Gorilla beringei*: Watts 1996; cf. van Schaik *et al.* 1999) o contra otras formas de coerción (ej. *Pongo pygmaeus*: Fox 2002).

En otros casos la elección ocurre independientemente de las relaciones jerárquicas entre los machos. Por ejemplo, la evitación de apareamientos endogámicos, o al menos con machos familiares, condiciona las opciones de elección de las hembras (ej. *Lemur catta*: Pereira y Weiss 1991; *Pan troglodytes*: Tutin 1979, Constable *et al.* 2001; cf. Apartado II.1.1.1). También, el establecimiento de relaciones privilegiadas entre las hembras y determinados machos ('amistades') fuera del período de receptividad parece resultar en apareamientos preferenciales dentro de estas parejas (ej. *Papio anubis*: Smuts 1985).

Finalmente, se espera que las hembras prefieran aparearse con machos que presenten características estructurales (ej. tamaño corporal, ornamentos) y/o conductuales (ej. despliegues: Krebs y Davies 1981) específicas, cuando estas resulten de la acción de la selección sexual. Fisher (1930) propuso que las hembras elegirán machos con determinadas características fenotípicas para que su descendencia las herede, i.e., hijos de machos atractivos serán atractivos para las hembras, por lo que se trataría de un proceso de selección desencadenada ('runaway'). Zahavi (1975, Grafen 1990) formuló un planteamiento distinto, defendiendo que, ya que determinadas características fenotípicas utilizadas por los machos para atraer a las hembras son costosas, constituyen señales honestas de calidad genética. Aunque en varias especies de primates los machos presentan características fenotípicas con variación interindividual que se relacionan con la elección de pareja por las hembras, los costos asociados a estas señales no siempre son evidentes.

En algunas especies de macacos los machos emiten vocalizaciones durante los apareamientos que podrían tener la función de demostrar que estos asumen el riesgo de atraer competidores; sin embargo no se ha probado la relación entre la emisión de vocalizaciones con la probabilidad de interferencia por otros machos (*Macaca cyclopis*: Hsu *et al.* 2002; *M. mulatta*: Manson 1996) ni con la elección preferencial de las hembras de esos machos (*M. cyclopis*: Birky 2002). Sin embargo, en el caso de los despliegues de los machos *M. fuscata*, que incluyen actividades locomotoras complejas y potencialmente peligrosas para el ejecutante, se ha encontrado una relación entre su emisión y tanto la proximidad de las hembras (Soltis *et al.* 1999) como la tasa de cópulas completas (i.e. aquellas en que ocurre eyaculación; Modahl y Eaton 1977). Otras características fenotípicas presentadas por los primates machos que podrán ser indicadoras de calidad genética, y de este modo estar funcionalmente asociadas a la elección de las hembras, son la coloración corporal (ej. *Macaca mulatta*: Waite *et al.* 2003; *Mandrillus sphinx*: Setchell 2005) o el tamaño corporal (ej. *Saimiri oerstedii*: Boinski 1987b).

El dilema de las hembras

Otro tipo de elección, la elección de múltiples parejas, está estrechamente relacionada con una estrategia de confusión de la paternidad. Ésta es común en especies en que las hembras viven en grupos multimacho, en grupos que pueden ser invadidos por otros machos, y/o cuando las relaciones de estatus entre los machos grupales cambian periódicamente (van Schaik *et al.* 2000). Bajo estas circunstancias, en sus decisiones reproductivas las hembras se enfrentan al dilema de concentrar *contra* confundir la paternidad entre los machos. Este dilema surge del balance entre costos y beneficios para las hembras de sus relaciones con los machos, tanto en el momento de la cópula [ej. aprovisionamiento (Stanford *et al.* 1994) *versus* enfermedades (Nunn y Altizer 2004)] como durante el periodo poscopulatorio [ej. protección *versus* infanticidio (Palombit 2000)].

De este modo, los patrones de apareamiento de las hembras son influenciados por indicadores fenotípicos de la calidad de los machos, por las relaciones que mantienen con los machos grupales, por el conocimiento de las relaciones jerárquicas entre los machos, y por las expectativas de inmigración de nuevos machos hacia su grupo. Cuando los apareamientos son poliandricos las hembras deberán entonces aparearse con los machos de mayor calidad pero también con otros que puedan influenciar su éxito reproductivo, normalmente a través de la coerción (ej. machos subordinados que intentan ascender en la jerarquía, machos extragrupalos; Smuts y Smuts 1993). De este modo, concentrarán la paternidad en aquellos machos que con mayor probabilidad aportarán beneficios genéticos para la progenie y una inversión parental de mayor calidad, pero también, y para adquirir ventajas adicionales (sobre todo a través de la protección contra la coerción; van Schaik *et al.* 1999, 2000), confundirán la paternidad entre los machos que con menor probabilidad serán los progenitores.

La confusión de la paternidad es posibilitada por dos aspectos: en los mamíferos, los machos no pueden identificar confiablemente a sus hijos (Elwood y Kennedy 1994; consultar Buchan *et al.* 2003 para evidencias de reconocimiento probabilístico de la progenie por machos *Papio cynocephalus*); los machos desconocen el momento exacto en que las hembras ovulan. La imprevisibilidad de la ovulación parece asociarse a variaciones en la duración de la fase folicular de los ciclos reproductivos de las hembras, la cual además es normalmente larga (Nunn 1999b; van Schaik *et al.* 1999, 2000). Específicamente, se ha demostrado que existe una importante variación en el intervalo de tiempo entre la manifestación de señales indicadoras de ovulación (ej. hinchazones sexuales: Nunn 1999b, Zinner *et al.* 2004; llamadas copulatorias: van Schaik *et al.* 1999, 2004) y la ocurrencia de la ovulación. De este modo, los machos podrán tener solamente un conocimiento probabilístico del momento exacto de la ovulación, por lo que los apareamientos mantenidos por las hembras con varios machos durante un mismo ciclo resultan en la confusión de la paternidad. La interacción entre los ciclos reproductivos y la

conducta de las hembras se ha demostrado en *Pan troglodytes*. Durante el periodo peri-ovulatorio (mayor fertilidad) las hembras se resisten frecuentemente a las solicitudes de los machos (probablemente no preferidos), ejerciendo una fuerte selección de sus parejas; en contraste, en otros momentos (menor fertilidad) son más proceptivas, buscando activamente a determinados machos (Stumpf y Boesch 2005, 2006).

Así, existen evidencias de que en los primates las hembras emplean diversos mecanismos de confusión de la paternidad para resolver el dilema reproductivo definido anteriormente. La elección de múltiples parejas provee a las hembras de alternativas al nivel de la competición intersexual para el control de la reproducción. El grado de monopolización de las hembras por los machos disminuye cuando: los apareamientos son poliándricos, las fases foliculares son más largas, y cuando las señales que predicen la ovulación aportan un conocimiento probabilístico, no absoluto (Nunn 1999b; van Schaik *et al.* 1999, 2000, 2004; Zinner *et al.* 2004).

Elección críptica

La elección críptica se refiere a procesos de utilización diferencial del esperma inseminado (Birkhead y Kappeler 2004); en esta elección, las hembras pueden alterar las probabilidades de paternidad entre sus parejas copulatorias a través de mecanismos anatómicos, fisiológicos, o conductuales (Manson 2007). Aunque en varios animales se han identificado diversos mecanismos de este tipo (ej. expulsión del esperma inseminado durante cópulas forzadas en aves: Pizzari y Birkhead 2000 *en* Birkhead y Kappeler 2004), y existen varios indicios de que esta ocurrirá en los primates (Reeder 2003), no existen en este momento evidencias directas de elección críptica en primates.

Sin embargo, y de manera indirecta, se considera que la ocurrencia de orgasmos en las hembras de varias especies (Dixson 1998) podrá estar asociada a procesos de elección poscopulatoria. En *Macaca fuscata* se ha

demostrado que la ocurrencia y frecuencia de los orgasmos se relaciona con el grado de estimulación fisiológica durante la cópula (número de montas y de movimientos pélvicos), pero se asocia sobre todo a características sociales, como al rango de los machos y de las hembras (Troisi y Carosi 1998). De este modo, el orgasmo de las hembras podrá facilitar la fertilización de los óvulos durante cópulas con determinados machos (Birkhead y Kappeler 2004).

II.3.4. Rango y éxito reproductivo

El carácter limitado de algunos recursos resulta frecuentemente en la emergencia de conflictos de interés que se resuelven con base en dos principales criterios, el valor del recurso y la experiencia en conflictos anteriores con uno o un conjunto de individuos. Cuando en una situación conflictiva entre dos individuos estos deciden atacar o retirarse con base en experiencias previas, y el que cedió el recurso en encuentros anteriores expresa conductas sumisivas similares a las emitidas en ese momento, se considera que existe una relación de dominancia entre esos individuos (Bernstein 2007). Sin embargo, ya que pueden existir variaciones motivacionales basadas en el valor, no siempre los subordinados son excluidos del acceso (Preuschoft y van Schaik 2000). En el caso de la reproducción, se espera que cuando varios machos residan en el mismo grupo, existan diferencias en el acceso a las hembras fértiles, y que estas se basen en el potencial competitivo o en el rango de los machos (van Hooff y van Schaik 1992, 1994), resultando en variaciones en el éxito reproductivo.

II.3.4.1. El modelo de prioridad-de-acceso

Basándose en la hipótesis de que los machos dominantes podrán monopolizar más efectivamente el acceso a las hembras receptivas, Altmann (1962) enunció el modelo de prioridad-de-acceso ('priority-of-access') que prevé una relación entre éxito reproductivo y rango de los machos. De acuerdo con este modelo, las jerarquías de dominancia ordenan los machos en una cola ('queue') en que los individuos subordinados esperan por oportunidades reproductivas (Alberts *et al.* 2003). Este modelo incorporó los efectos

espaciales y temporales de la disponibilidad de las hembras, previendo que cuando una hembra se encuentra receptiva solamente el macho alfa accederá a la reproducción, cuando dos hembras estén receptivas el macho alfa y el macho beta accederán a la reproducción, y así sucesivamente.

El modelo de prioridad-de-acceso fue evaluado en varios estudios realizados durante los 70's y 80's y los resultados encontrados fueron contrastantes (ej. Suárez y Ackerman 1971, Hausfater 1975, Packer 1979b *contra* Smuts 1985, Bercovitch 1986, Noë y Sluiter 1990); así, algunos autores consideraron que su validez sería limitada (ej. Barton y Simpson 1992) o que la relación entre rango y éxito reproductivo no sería biológicamente relevante (ej. Fedigan 1983). Sin embargo, Cowlshaw y Dunbar (1991) realizaron una comparación interespecífica amplia y confirmaron la relación entre rango y acceso a hembras receptivas; también, sugirieron que el grado de monopolización de las hembras disminuye en función de aumentos en el número de machos por grupo, ya sea por un efecto acumulativo de la oposición de otros machos al macho alfa, o porque cuando pocos machos residen en el mismo grupo las diferencias en poder serán más marcadas. En el caso de las especies con dimorfismo corporal marcado el número de hembras por grupo es más importante para la relación, e indica un incremento en las dificultades de monopolización por los machos dominantes cuando existen muchas hembras en el grupo. Finalmente, en este trabajo los efectos de la proporción sexual sociométrica sobre la relación estudiada no fueron significativos; ya que en especies con reproducción no estacional el número de machos en el grupo se aproxima a la proporción sexual operacional, en estos casos la relación entre rango y acceso a las hembras dependerá primordialmente del número de machos por grupo.

Paul (1997) reexaminó el modelo de prioridad-de-acceso (basándose exclusivamente en trabajos en que la determinación de la paternidad se había realizado a través de métodos genéticos) y demostró que la relación entre rango y éxito reproductivo se confirma en especies con reproducción no

estacional. En especies estacionales la presencia de varias hembras receptivas simultáneamente disminuirá el potencial de monopolización de los machos dominantes. Esta disminución se puede relacionar con incrementos en la posibilidad de empleo de estrategias alternativas (ej. cópulas furtivas) de acceso a las hembras por parte de los subordinados (ej. *Alouatta palliata*: Jones 1985; *Macaca mulatta*: Manson 1992; *Pan troglodytes*: Gagneux *et al.* 1999) o por los efectos cumulativos de la inversión energética de los dominantes en la vigilancia de las hembras (ej. *Pan troglodytes*: Muller y Wrangham 2004), entre otros.

II.3.4.2. Modelos de sesgo reproductivo

La relación entre dominancia y éxito reproductivo parece estar influenciada por factores independientes de los esfuerzos competitivos directos de los machos; sin embargo, existe un consenso en cuanto a la importancia del rango como indicador del potencial competitivo de los machos y de variaciones en las estrategias sociales empleadas por estos. Por otro lado, aunque desde el punto de vista de la maximización del éxito reproductivo, los grupos unimacho representarán una condición óptima para los machos, se ha visto anteriormente que varios factores promueven el establecimiento de grupos multimacho. Un conjunto de modelos, los modelos de sesgo reproductivo ('reproductive skew'), explican justamente las condiciones de reparto de la reproducción en grupos con varios individuos en función de estrategias conductuales que varían de acuerdo con el rango (ej. Keller y Reeve 1994, Clutton-Brock 1998, Reeve *et al.* 1998, Johnstone *et al.* 1999, Johnstone 2000, Reeve y Keller 2001).

Brevemente, dos principales tipos de modelos de sesgo reproductivo han sido definidos, el modelo transaccional y el modelo de arreglo o de control parcial ('compromise', 'incomplete control' o 'tug-of-war'). En el modelo transaccional se considera que los miembros de un grupo ceden oportunidades reproductivas, incentivos, a cambio de determinados beneficios (Keller y Reeve 1994). Dentro del modelo transaccional se diferencian los modelos de concesión ('concession') y de moderación ('restraint') (Kokko y Johnstone 1999,

Reeve y Keller 2001); aunque en ambos tipos se considera que los dominantes controlan la membresía en los grupos, en el primero, el reparto de la reproducción es controlado por los dominantes y en el segundo por los subordinados. El modelo de concesión, explica así, el sesgo reproductivo prediciendo en que circunstancias los dominantes cederán reproducción a los subordinados para que estos permanezcan y cooperen en el grupo, incentivos de permanencia ('staying incentives'), o para que no luchen para obtener el control de los recursos, incentivos de paz ('peace incentives') (Reeve y Ratnieks 1993). En oposición, el modelo de moderación, considera que los subordinados limitarán su cuota de reproducción dentro de los grupos para evitar ser expulsados del grupo por los dominantes, incentivos de no-expulsión ('nonejection incentives') (Johnstone y Cant 1999); de este modo, y en comparación con el modelo de concesión, en el modelo de moderación la cuota reproductiva de los subordinados será mayor (Reeve y Keller 2001). El modelo transaccional prevé finalmente que el grado de sesgo reproductivo será mayor entre individuos emparentados, ya que los subordinados reciben beneficios indirectos a través de la eficacia inclusiva. Así, la cuota de reproducción de los dominantes variará en función de la presencia de individuos no emparentados en el grupo, ya que tendrán que ceder oportunidades reproductivas como incentivos de permanencia. Las consideraciones de intercambio entre dominantes y subordinados están ausentes en el modelo de control parcial. En éste, se considera que el sesgo reproductivo en un grupo depende exclusivamente de los conflictos entre individuos y que cada uno tiene capacidades limitadas para monopolizar la reproducción (Clutton-Brock 1998, Johnstone 2000). Al contrario del modelo transaccional, el control parcial predice que el sesgo reproductivo entre individuos emparentados será menor, ya que es más probable que los dominantes cedan oportunidades reproductivas a parientes subordinados.

En resumen, tanto el modelo transaccional como en el modelo de control parcial predicen que el sesgo reproductivo dentro de un grupo será influenciado por el grado de parentesco entre dominantes y subordinados (Johnstone 2000,

Reeve y Keller 2001, Hager 2003). Sin embargo, mientras que en el último solamente el potencial competitivo de los subordinados frente a los dominantes es incluido en el modelo, en el primero también se consideran los efectos de factores que influyen la estabilidad grupal, i.e., los beneficios de la asociación (ej. cooperación en el crianza), y las restricciones ecológicas (ej. disponibilidad de territorios) (Johnstone 2000). Ya que el modelo transaccional de concesión asume que los dominantes controlan la reproducción, éste es el modelo que prevé un mayor grado de sesgo reproductivo.

II.3.4.3. Síntesis

Existe una convergencia evidente entre el modelo de prioridad-de-acceso y el de concesión: ambos prevén un alto grado de sesgo reproductivo que beneficiará a los machos dominantes. Sin embargo, recientemente varios trabajos basados en metodologías de determinación genética de la paternidad han confirmado las predicciones del modelo de control parcial en grupos multimacho (ej. *Cebus capucinus*: Jack y Fedigan 2005; *Chlorocebus aethiops*: Whitten y Turner 2004; *Eulemur fulvus rufus*: Wimmer y Kappeler 2002; *Gorilla beringei*: Bradley *et al.* 2005; *Lagothrix lagotricha*: Escobar-Páramo 1999; *Macaca mulatta*: Widdig *et al.* 2004; *Macaca fascicularis*: de Ruiter *et al.* 1994; *Mandrillus sphinx*: Charpentier *et al.* 2005; *Pan troglodytes schweinfurthii*: Constable *et al.* 2001; *Pan troglodytes verus*: Boesch *et al.* 2006; *Papio cynocephalus*: Alberts *et al.* 2003; *Semnopithecus entellus*: Launhardt *et al.* 2001). En todos los estudios citados aunque los machos dominantes tienen el mayor éxito reproductivo otros machos se reproducen en el grupo.

La alta prevalencia de niveles moderados a altos de sesgo reproductivo entre machos en grupos multimacho, es solamente contrariada por las evidencias de concentración total de la paternidad por los dominantes en *Alouatta seniculus* (Pope 1990, 1998) y *Gorilla gorilla* (Bradley 2003). También, en el caso de *Pongo pygmaeus abelii* la cuota reproductiva de los machos subordinados ('unflanged') es superior a la de los dominantes (Utami *et al.*

2002); este hallazgo se asocia a las fuertes restricciones al control de los machos dominantes impuestas por el agrupamiento disperso de esta especie.

De este modo se concluye que en los grupos de primates existe normalmente un alto grado de sesgo reproductivo que beneficia a los machos dominantes – apoyando el modelo de prioridad de acceso – no siendo este absoluto – apoyando el modelo de control parcial. Entre los factores que impiden la monopolización exclusiva de los machos dominantes se incluyen varios ya citados a lo largo de este trabajo, como la evitación de la endogamia, el número de machos por grupo, la sincronización de los periodos fértiles de las hembras, las restricciones energéticas asociadas a la vigilancia, las estrategias de apareamiento alternativas, la elección de pareja por las hembras, y la competición espermática. Un factor adicional, el establecimiento de coaliciones, será discutido más adelante.

II.3.5. Interacciones sociales: Conflicto y cooperación

La vida en grupo implica el mantenimiento de relaciones sociales predecibles y el desarrollo de vínculos afiliativos entre los individuos (Sussman y Garber 2007). Sin embargo, en algunas circunstancias emergen conflictos de interés que conducen a la expresión de comportamientos agonísticos. De este modo, las relaciones sociales son normalmente descritas a través de sus componentes afiliativo y agonístico (Strier 1997).

II.3.5.1. Estabilidad grupal y agonismo

La conducta agonística se asocia, ya sea distal o proximalmente, a la competición por el acceso a recursos limitados y a objetivos o necesidades opuestas entre individuos, i.e., conflictos interindividuales (Mason 1993, Bernstein 2007). Entre los primates el agonismo presenta una gran diversidad en cuanto a las formas como se expresa: Aunque en ocasiones es de alta intensidad, incluyendo conductas que implican el contacto físico y que pueden ocasionar lesiones o incluso resultar en la muerte (ej. *Alouatta palliata*: Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004; *Pan troglodytes*: de Waal 1982), normalmente se manifiesta a través de formas indirectas de interacción (sin contacto físico).

Entre estas se destacan los despliegues agonísticos (ej. blandir la cola en *Lemur catta*: Jolly 1972; embestidas en *Gorilla beringei* y *Pan troglodytes*: Schaller 1963, Goodall 1986), las señales de sumisión y apaciguamiento (ej. vocalizaciones: Gouzoules y Gouzoules 2007; expresiones faciales: Zeller 1987), o la regulación espacial interindividual (ej. interacciones de aproximación-alejamiento: Walters y Seyfarth 1987; relaciones de interdistancia: Kummer 1971).

Estos patrones de interacción indirectos son generalmente los más frecuentes en el repertorio agonístico de los primates; esta tendencia se justifica por los costos implicados, ya sean energéticos (ej. Muller y Wrangham 2004), sociales (ej. de Waal 1986, 1989; Lee 1994; Cords y Aureli 2000), inmunológicos (ej. Alberts *et al.* 1992), psicológicos (ej. Aureli y Smucny 2000), por el riesgo de lesiones físicas (ej. DeGusta y Milton 1998), entre otros. Por otro lado, considerando los presupuestos de tiempo invertidos en diferentes actividades, entre los primates existe un patrón característico de bajas tasas de interacción social ($\leq 10\%$ del tiempo diario de actividad), y de bajas frecuencias de conductas agresivas, cuando se comparan con las frecuencias de afiliación (Sussman *et al.* 2005, Sussman y Garber 2007). De este modo, las interacciones agonísticas y especialmente las de mayor intensidad parecen asociarse a la ocurrencia de eventos específicos.

Inmigraciones y agonismo

El establecimiento de una relación social se puede asociar a mayores frecuencias de agonismo. Aunque en ocasiones uno de los participantes se somete inmediatamente durante un primer encuentro (Bernstein 2007), normalmente la ausencia de experiencia previa, i.e., ausencia de una relación social, conduce a una mayor probabilidad de ocurrencia de agonismo (Mendoza 1993). Se establece así un vínculo directo entre episodios de inmigración y agonismo intenso (ej. *Saimiri oerstedii*: Boinski *et al.* 2005).

Esta relación entre agonismo e inmigraciones se justifica por las consecuencias para los actores de la entrada de un nuevo macho: para un macho residente, e independientemente del número de machos en el grupo, la entrada de un nuevo macho podrá implicar la pérdida de recursos sexuales; para el macho inmigrante la membresía en un grupo representa la adquisición de posibilidades reproductivas. Es además importante destacar que en ocasiones la residencia solamente es adquirida cuando el candidato domina al macho alfa del grupo (ej. *Alouatta palliata*: Glander 1992), y que por veces los machos derrotados en este contexto son expulsados (ej. *Cebus capucinus*: Rose 1998). Finalmente, y aún en los casos en que los machos derrotados permanecen en el grupo, ya que la ocurrencia de infanticidio está estrechamente relacionada a las inmigraciones, estos pueden sufrir pérdidas inmediatas en su éxito reproductivo (van Schaik y Janson 2000). Se concluye de este modo, que el valor de los recursos sociales y reproductivos en juego en el momento de las inmigraciones es muy alto, justificando la alta frecuencia de conductas agresivas observadas en este contexto en los primates (ej. *Alouatta palliata*: Glander 1992, Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004; *Cebus capucinus*: Jack y Fedigan 2004a, b; *Chlorocebus aethiops*: Henzi y Lucas 1980, Cheney y Seyfarth 1983; *Macaca fuscata*: Sprague 1992, Suzuki *et al.* 1998b; *M. mulatta*: Neville 1968; *M. fascicularis*: Wheatley 1982, van Noordwijk y van Schaik 1985; *Papio anubis*: Packer 1979a, Sapolsky 1993; *P. cynocephalus*: Pereira 1983, Hamilton y Bulger 1990, Alberts *et al.* 1992; *P. ursinus*: Bergman *et al.* 2005, Beehner *et al.* 2006; *Presbytis thomasi*: Steenbeek *et al.* 2000; *Semnopithecus entellus*: Borries 2000).

Reorganizaciones jerárquicas, reproducción y agonismo

Las relaciones de dominancia no son estáticas: resultan del balance de las relaciones de poder dentro de los grupos en cada momento. Este sentido, pueden cambiar en función de las acciones diferenciadas de los machos de acuerdo con su rango. En grupos multimacho las iniciativas de los subordinados, asociadas por ejemplo al incremento de sus capacidades competitivas o a la formación de coaliciones, y/o a la pérdida de poder por

parte de los dominantes, pueden conducir a reorganizaciones jerárquicas que provocan inestabilidad grupal. Así, se han observado en varias especies aumentos en la frecuencia o intensidad de las interacciones agonísticas entre los machos en este contexto (ej. *Mandrillus sphinx*: Setchell y Wickings 2005; *Pan troglodytes*: Nishida y Hiraiwa-Hasegawa 1987; *Papio anubis*: Sapolsky 1983; *Propithecus verreauxi*: Brockman *et al.* 1998).

También, cambios en la distribución espaciotemporal de los recursos pueden producir aumentos periódicos en los niveles de competición entre los machos, i.e., inestabilidad grupal, como en el caso de las especies con reproducción estacional o fluctuaciones anuales en la distribución de las oportunidades reproductivas (ej. *Cebus apella*: Janson 1984; *Macaca mulatta*: Vandenberg y Vessey 1968; *M. nigra*: Reed *et al.* 1997; *Papio anubis*: Bercovitch 1983). En estos momentos los machos dominantes son por veces desafiados y en algunos casos las preferencias de las hembras estimulan la ocurrencia de inversiones de rango (ej. *Lemur catta*: Parga 2002). De este modo, la actividad sexual es otro factor que puede influenciar el aumento del agonismo entre machos (ej. *Erythrocebus patas*: Ohsawa 2003; *Lemur catta*: Cavigelli y Pereira 2000; *Macaca cyclopis*: Birky 2003; *Propithecus verreauxi*: Brockman *et al.* 1998; *Rhinopithecus bieti*: Kirkpatrick *et al.* 1998). Cabe destacar que los cambios estacionales en las oportunidades reproductivas también se asocian en algunas especies a la ocurrencia de inmigraciones (ej. *Lemur catta*: Sussman 1992; *Lophocebus albigena*: Olupot y Waser 2001; *Macaca cyclopis*: Birky 2003; *Saimiri boliviensis*: Mitchell 1990; *Semnopithecus entellus*: Borries 2000).

II.3.5.2. Resolución de conflictos

Aunque la mayor frecuencia e intensidad de agonismo se asocie a momentos específicos, la ocurrencia de conflictos de interés es una propiedad inherente a la vida en grupo. Considerando los costos del agonismo y los beneficios [en algunas especies] de la permanencia de varios machos en un mismo grupo, se espera que estos empleen mecanismos que permitan el rápido establecimiento

de una relación social – aún en los casos en que la total estabilización de las relaciones de rango y estatus sea un proceso temporalmente largo (ej. Vanderberg 1967, Sapolsky 1993) –, y que faciliten la resolución de los conflictos.

El establecimiento de relaciones de dominancia estables es un primer mecanismo de mediación social. La clarificación de las relaciones de dominancia aumenta la tolerancia en cuanto al acceso a los recursos (van Schaik y Aureli 2000); en una díada este proceso parte de las experiencias de interacción entre los individuos y culmina con el reconocimiento mutuo de asimetrías en términos de poder, traduciéndose entonces en diferencias de rango. En algunas especies la emisión unidireccional de pautas conductuales específicas, señales formales de dominancia y subordinación (ej. apaciguamiento), indica el esclarecimiento de las relaciones de dominancia entre los individuos y, de este modo, la estabilidad de la relación (de Waal 1986). Preuschoft y van Schaik (2000) desarrollaron un modelo explicativo de la evolución de las señales indicadoras de estatus (Figura 2.4).

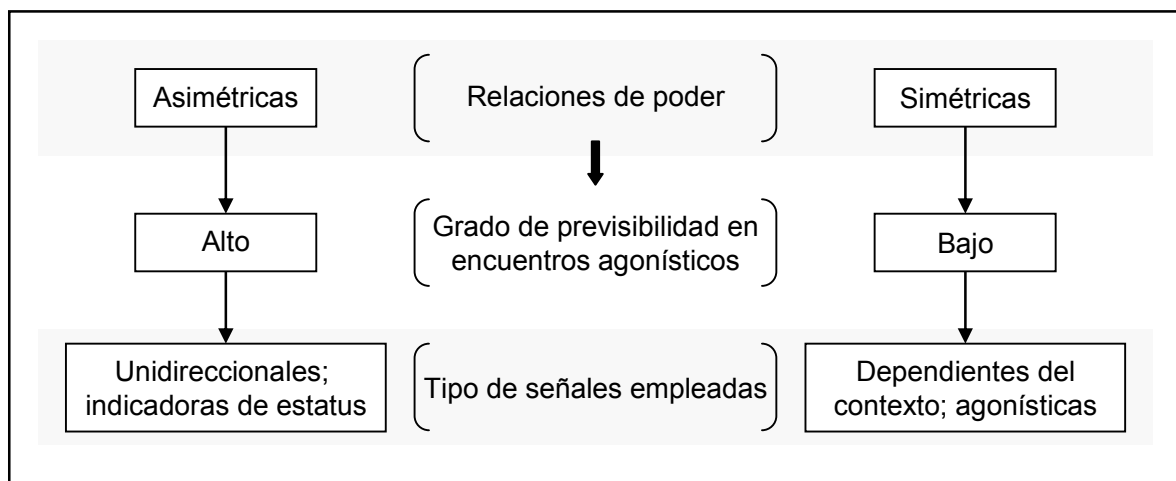


Figura 2.4. Relación entre el grado de asimetrías en poder, grado de previsibilidad de los actores en los encuentros agonísticos, y tipos de señales emitidas (Modificado de Preuschoft y van Schaik 2000).

De acuerdo con la propuesta de estos autores, el tipo de relaciones de poder entre los individuos (simétricas *versus* asimétricas) determina el grado de previsibilidad sobre el desenlace de las interacciones agonísticas: cuando las asimetrías en términos de poder son muy marcadas, el grado de previsibilidad es alto, y normalmente se observan señales unidireccionales (de dominancia o de subordinación) indicadoras del estatus del emisor; en contraste, cuando el diferencial de poder entre los individuos es poco marcado, el grado de previsibilidad es igualmente bajo, por lo que las señales emitidas dependerán del contexto específico de ocurrencia del conflicto y serán independientes de las relaciones de dominancia (Preuschoft y van Schaik 2000).

Reconciliación

Dentro del marco del modelo relacional (de Waal 1996, 2000), la agresión, en conjunto con la tolerancia y la evitación, son solamente algunas de varias alternativas posibles para el desenlace de conflictos de interés. De Waal (2000) resumió las predicciones de este modelo: la probabilidad de emisión de conductas agresivas aumentará en función del aumento de la frecuencia de situaciones competitivas, del valor de los recursos disputados, y de las posibilidades de reparar la relación social; en cambio, disminuirá cuando los riesgos de lesiones o el valor de la relación social aumentan. Así, y ya que las relaciones sociales en general, y las cooperativas en particular, son recursos valiosos, la decisión de emitir una conducta agresiva resultará de una evaluación del valor del recurso disputado frente al valor de la relación social mantenida con el receptor, y de las consecuencias a corto (ej. lesiones) y largo plazo (ej. imposibilidad de cooperación) de la agresión. El modelo relacional se acerca, de este modo, al abordaje de los mercados biológicos (Aureli y Schaffner 2006).

Confirmando este modelo, aún cuando el agonismo es la respuesta conductual empleada durante un conflicto, existen mecanismos que promueven el reestablecimiento de las relaciones sociales, reflejando la importancia que el mantenimiento de las relaciones sociales tiene entre los primates. La

redirección y el consuelo, son patrones conductuales asociados a los periodos posconflicto que aminoran los efectos disruptivos del agonismo: disminuyen la probabilidad de nuevas agresiones entre los individuos, y reducen la ansiedad de los individuos involucrados, respectivamente (Watts *et al.* 2000). Sin embargo, ni la redirección ni el consuelo facilitan el reestablecimiento y reparación de la relación social entre los oponentes; esta función es cumplida en varias especies por la reconciliación, i.e., encuentros amistosos (afiliativos) entre individuos involucrados en interacciones agonísticas recientes. En una amplia muestra de primates se ha confirmado la ocurrencia de reconciliación, observándose una gran diversidad en las tendencias (ej. probabilidad) conciliatorias entre individuos y entre especies, en las pautas conductuales utilizadas durante la reconciliación, y también en la influencia de factores como el parentesco, las relaciones de amistad, el sexo, la edad, el rango, aspectos reproductivos, entre otros, sobre los patrones de reconciliación (Aureli y Schaffner 2006, *revisión en* Arnold y Aureli 2007).

II.3.5.3. El valor de las relaciones sociales: Coaliciones entre machos

La cuestión del valor de las relaciones, es importante para la comprensión de las dinámicas de interacción social entre los miembros de un grupo (van Schaik y Aureli 2000). Aunque existen beneficios implícitos en la vida en grupo que no exigen grados de cooperación interindividual significativos (ej. detección de depredadores), formas más complejas de cooperación se asocian normalmente al desarrollo de relaciones diferenciadas entre individuos basadas en el valor.

Una coalición se define como el ataque coordinado de dos o más individuos a uno o más individuos (Pandit y van Schaik 2003). Cuando los mismos individuos se coaligan repetidamente a lo largo del tiempo se considera que existe una alianza entre estos. Las propiedades generales de las coaliciones que los primates forman, fueron resumidas por Pandit y van Schaik (2003): las coaliciones tienden a formarse regularmente entre determinados individuos, i.e., aliados; la mayoría de las coaliciones solamente integran dos individuos; los aliados son normalmente del mismo sexo. Por otro lado, la formación de

coaliciones varía interespecíficamente a varios niveles, pudiendo: ser establecidas para competir dentro o entre grupos; los aliados estar emparentados o no; provocar o no cambios en las relaciones de dominancia dentro de los grupos; ser niveladoras ('leveling': van Schaik *et al.* 2006) i.e., cambiar las probabilidades de acceso a recursos sin modificar el rango de los participantes; formarse espontáneamente² o en respuesta a una agresión a uno de los aliados; ser de suma-constante ('constant-sum': la cantidad de recursos accesibles a los miembros de un grupo es constante, como en el caso de las fertilizaciones) o no (Pandit y van Schaik 2003). Finalmente, variaciones en el número de machos que participa en las coaliciones pueden ser importantes, ya que en varias especies, coaliciones que integren más individuos, vencen encuentros intergrupales e impiden la entrada de otros machos en los grupos (ej. *Alouatta pigra*: Kitchen 2004, Kitchen *et al.* 2004; *Alouatta seniculus*: Pope 1990; *Pan troglodytes*: Watts 1998, Mitani *et al.* 2000; *Saimiri oerstedii* y *S. boliviensis*: Boinski *et al.* 2005).

La intervención en conflictos entre terceros puede ser interpretada de dos formas: el apoyo puede ser altruista o egoísta (van Schaik y Kappeler 2006). Si existe una base altruista en la formación de las coaliciones se espera que, por las ventajas de la eficacia inclusiva, los individuos (interventores) apoyen más frecuentemente a parientes (selección de parentesco: Hamilton 1964, Maynard Smith 1964). También, cuando existen perspectivas de interacción a largo plazo entre el interventor y el individuo que recibe el apoyo, el altruismo recíproco podrá explicar la participación del primero en el conflicto (Maynard Smith 1964). Por el contrario, el apoyo es egoísta cuando el interventor se beneficia directamente al colaborar con individuos no emparentados; en este caso la cooperación, definida en este contexto como mutualismo por algunos autores (ej. Wrangham 1982, Chapais 1995, Boesch *et al.* 2006) se puede asociar a acciones motivadas por intereses personales cuando, en

² Cuando el interventor apoya a un aliado que recibe una agresión (antagonista receptor) se habla normalmente de una intervención de ayuda, de defensa, de protección, de alianza con el reactor, o de apoyo al perdedor. Por el contrario, cuando el interventor apoya al antagonista que inició la interacción (antagonista iniciador), a esta intervención se clasifica como intervención de apoyo, coalición, alianza con el actor, o apoyo al ganador (Colmenares 1996).

comparación con los esfuerzos individuales, los individuos que apoyan logran sus objetivos más eficazmente al colaborar.

En el caso de las coaliciones entre machos, la indivisibilidad del principal recurso por el que estos compiten, fertilizaciones, condiciona las posibilidades de reciprocidad (van Hooff y van Schaik 1992, 1994); también, dada la alta prevalencia de dispersión natal en este sexo, la colaboración entre parientes será generalmente limitada (Silk 2006). Estos dos aspectos, y otras características de las relaciones sociales, limitan el establecimiento de interpretaciones altruistas para las tácticas de formación de coaliciones de los machos.

Sin embargo, algunos estudios han demostrado que el establecimiento de coaliciones entre machos se puede basar en la reciprocidad (ej. *Macaca radiata*: Silk 1992; *M. sylvanus*: Widdig *et al.* 2000; *Pan troglodytes*: de Waal 1992, Mitani y Watts 2001; *Papio anubis*: Packer 1977) y en la selección de parentesco (ej. *Macaca mulatta*: Meikle y Vessey 1981; *M. radiata*: Silk 1992; *M. sylvanus*: Widdig *et al.* 2000; *Saimiri boliviensis* y *S. oerstedii*: Boinski 2005). También, la cooperación entre machos emparentados durante encuentros hostiles con individuos extragrupalos ha sido asociada al altruismo recíproco y la selección de parentesco (ej. *Alouatta seniculus*: Pope 1990; *Ateles* sp.: Symington 1987, 1990; *Brachyteles arachnoides*: Strier 1990, 1999b; *Gorilla beringei*: Robbins 1996; *Pan troglodytes*: Morin *et al.* 1994; *Saimiri boliviensis* y *S. oerstedii*: Boinski 2005), aunque en el caso de los chimpancés de la población de Ngogo, Uganda, recientemente se ha reportado una relación entre la frecuencia de participación en estos encuentros y el éxito copulatorio; tal relación sugiere que los machos que participan en esas alianzas podrán estar cumpliendo objetivos individualistas (Watts y Mitani 2001). También, en los chimpancés la cooperación en la caza parece basarse en procesos mutualistas (Boesch *et al.* 2006, Mitani 2006).

En las circunstancias en que las coaliciones parecen estar asociadas a la obtención de beneficios inmediatos para el interventor, estos beneficios pueden incluir el acceso a hembras receptivas (ej. *Pan troglodytes*: Nishida y Hosaka 1996, Watts 1998; *Papio anubis*: Bercovitch 1988; *P. cynocephalus*: Noë 1992), y el acceso a recursos alimenticios (ej. carne: *Pan troglodytes*: Boesch 1994; *Papio cynocephalus*: Noë 1992). Bercovitch (1988), por ejemplo, observó que en babuinos el vínculo cooperativo dentro de una coalición no se rompía cuando uno de los machos negaba el apoyo para atacar a un tercer macho que se encontraba en consorcio sexual con una hembra; esta observación llevó el autor a considerar que las coaliciones son el resultado de la cooperación entre individuos que persiguen objetivos individualistas.

Un beneficio adicional se origina en la influencia que la participación en coaliciones puede tener sobre el rango del interventor y, sobre todo, en las relaciones de estatus entre este y tanto el individuo que recibe su apoyo como el otro antagonista (van Schaik *et al.* 2004). En este contexto, y partiendo de una situación hipotética de competición entre tres machos, tres tipos de coaliciones se pueden establecer: coaliciones de puente ('bridging') en que los machos alfa y gama se apoyan mutuamente contra beta; coaliciones conservadoras ('conservative') en que alfa apoya a cualquiera de los subordinados; coaliciones revolucionarias ('revolutionary') en que beta y gama se alían contra alfa (Chapais *et al.* 1991; Chapais 1992, 1995; Figura 2.5). En el caso de las coaliciones conservadoras, las iniciativas de los dominantes promueven el mantenimiento del *status quo* actual a través de una desestabilización táctica de las relaciones entre los subordinados; sin embargo, en algunos casos este objetivo podrá ser también cumplido a través del establecimiento de coaliciones de puente que disminuyan la probabilidad de desafíos por parte de subordinados con rangos intermedios. Estas estrategias de formación de coaliciones pueden resultar en el aumento del rango de los participantes, ya sea en el ámbito de coaliciones de puente (ej. *Pan troglodytes*: Nishida 1983) o revolucionarias (ej. *Macaca sylvanus*: Witt *et al.* 1981; *Pan troglodytes*: de Waal 1982, Nishida 1983, Uehara *et al.* 1994; *Semnopithecus*

entellus: Curtin 1981), o en el mantenimiento del rango pero aumento del acceso a recursos ('leveling': van Schaik *et al.* 2004, 2006; ej. coaliciones revolucionarias en *Papio*: Packer 1977, Smuts 1985, Bercovitch 1988, Noë 1992).

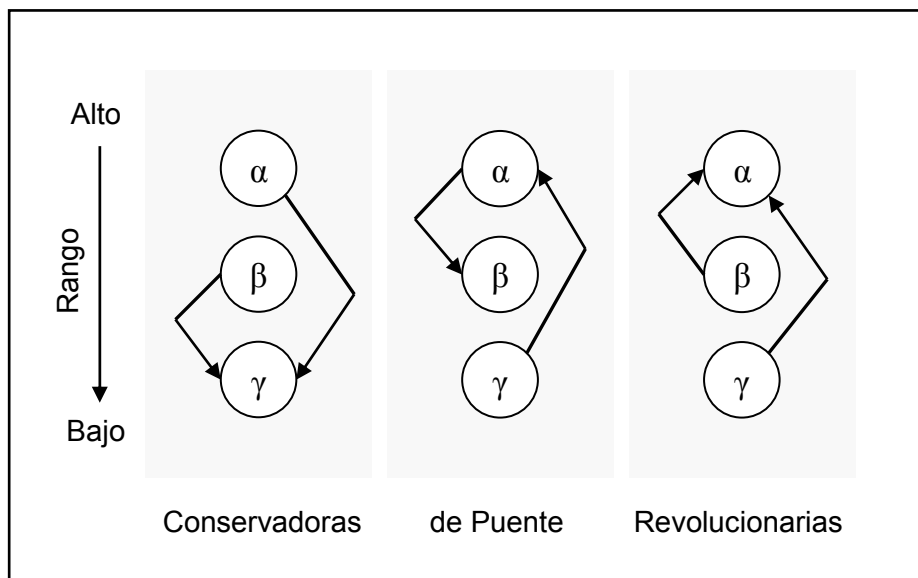


Figura 2.5. Tipos básicos de coaliciones intragrupal de acuerdo con el rango de los participantes (Modificado de van Schaik *et al.* 2006).

Es importante notar que en varias especies los machos dominantes son los que apoyan y son solicitados más frecuentemente (ej. *Cercocebus atys*: Range y Noë 2005; *Macaca radiata*: Silk 1992, 1999; *M. sylvanus*: Widdig *et al.* 2000). Esta tendencia podrá ser explicada, en el primer caso, por la ya referida intención de manipulación de las relaciones entre los subordinados y, en el segundo caso, por una mayor eficacia del apoyo agonístico proveído por los machos dominantes. La diferenciación de tendencias de participación en coaliciones de acuerdo con el rango es además influenciada por las probabilidades de retaliación; en un sistema de venganza (Cords 1997) la retaliación contra un interventor podrá ser una respuesta común y condicionará las opciones de coalición, principalmente en el caso de los subordinados.

Finalmente, y como se refirió anteriormente, la formación de coaliciones es común en especies en que machos emparentados se agrupan. Sin embargo, en algunos casos la familiaridad o el mutualismo, y no necesariamente el parentesco genético, podrán explicar esa tendencia: estudios recientes han demostrado que el parentesco matrilineal no explica los patrones de cooperación entre chimpancés (Mitani *et al.* 2000, 2002). También, variaciones en las tendencias cooperativas de los machos se han relacionado con la edad (ej. *Macaca sylvanus*: Widdig *et al.* 2000; *Papio cynocephalus*: Noë 1992, Noë y Sluiter 1990). Como se revisará en el Apartado II.4, las relaciones dinámicas que se establecen entre los aspectos demográficos, reproductivos, y relativos a las historias de vida de los machos tienen implicaciones profundas sobre su éxito reproductivo; en este sentido, la expresión de conductas cooperativas, y los efectos de la edad y parentesco sobre estas, se relacionan con el tipo de régimen de competición predominante en los grupos.

II.3.5.4. Afiliación

Aparte de las interacciones afiliativas que se establecen en el contexto del consuelo, de las reconciliaciones, y de las coaliciones, en los primates las relaciones sociales de los machos incluyen patrones de interacción y de organización espacial que denotan grados variables de tolerancia.

Un primer aspecto que parece relacionarse con la ocurrencia de comportamientos afiliativos entre los machos, es la intensidad de la competición intergrupar (Hill y van Hooff 1994). En *Ateles*, *Brachyteles*, y *Pan troglodytes* los machos presentan altos niveles de tolerancia intrasexual, estableciendo con frecuencia interacciones afiliativas, como el acicalamiento, abrazos, o toques (*Ateles*: Fedigan y Baxter 1984; Symington 1987, 1990; *Brachyteles*: Milton 1985b, Strier *et al.* 2002; *Pan troglodytes*: Newton-Fisher 1999). En estas especies el agrupamiento flexible de las hembras (sistema fisión-fusión) parece exigir un alto grado de cooperación entre los machos grupales para la defensa cooperativa de territorios frente a otros grupos (Strier 1994). También, en los casos referidos así como en otras especies en que los

machos son filopátricos (ej. *Saimiri oerstedii*: Boinski *et al.* 2005), las relaciones de parentesco podrán facilitar el desarrollo de vínculos sociales fuertes (van Hooff y van Schaik 1994), aunque en *Pan troglodytes* existen evidencias de que los machos establecen vínculos sociales (asociación en los subgrupos, proximidad y acicalamiento) con base en objetivos individuales específicos y no en el parentesco materno (ej. Goldberg y Wrangham 1997, Mitani *et al.* 2000).

Otro contexto que se asocia a la expresión de conductas afiliativas entre los machos es la permanencia en grupos de machos ('all-male bands'). Los grupos de machos se pueden formar por la emigración conjunta de individuos de sus grupos de nacimiento (ej. *Saimiri boliviensis*: Boinski 2005), o por la congregación de emigrantes provenientes de diferentes grupos (ej. *Presbytis thomasi*: Steenbeek *et al.* 2000). En algunas especies los machos presentan mayores frecuencias de interacciones afiliativas y proximidad cuando viven en grupos de machos que cuando viven en grupos bisexuales (ej. *Cercopithecus mitis*: Cords 2000; *Erythrocebus patas*: Rowell y Chism 1986; *Presbytis thomasi*: Steenbeek *et al.* 2000), aunque en el caso de *Gorilla beringei* tanto la afiliación como el agonismo entre los machos son más frecuentes en estas unidades (Robbins 1996). Estas observaciones sugieren que la tolerancia en las relaciones entre machos será facilitada en ausencia de competencia directa por el acceso a hembras (van Hooff 2000).

II.4. Síntesis

A lo largo de este capítulo se han examinado diferentes aspectos relacionados con la ecología del comportamiento de los primates machos; de este proceso, esencialmente descriptivo, emerge una imagen parcelada de los factores que influyen en la conducta de los machos y de las tácticas y estrategias que estos desarrollan en respuesta a esos factores. Una posible estrategia integradora es el examen de la covariación de los niveles de éxito reproductivo de los machos con factores intrínsecos (ej. edad) y extrínsecos (ej. demografía) de interés y con pautas conductuales específicas (ej. relaciones de poder). De este modo se podrán identificar diferentes combinaciones de patrones conductuales y factores de interés a las que corresponderán diferentes consecuencias en términos de eficacia biológica. En este sentido, cuatro niveles de análisis parecen ser particularmente importantes, nominadamente los que asocian el sesgo reproductivo con aspectos demográficos, con estilos de adquisición de rango, con patrones de dispersión, y con los regímenes de competición intragrupal; siguiendo el esquema analítico propuesto recientemente por van Noordwijk y van Schaik (2004), se describirán a continuación estas relaciones.

II.4.1. Sesgo reproductivo y demografía

Como se ha visto en el Apartado II.2, el número de machos por grupo se relaciona positivamente con el número de hembras por grupo y con el grado de sincronización de la reproducción. Por otro lado, de acuerdo con las predicciones del modelo de prioridad-de-acceso, se espera que el potencial de monopolización de la reproducción se relacione negativamente con el número de hembras por grupo, el grado de sincronización de la reproducción, y el número de machos por grupo.

Sin embargo, y como se discutió anteriormente (Apartado II.3.4) la variable que mejor explica la relación entre dominancia y éxito reproductivo es el número de machos por grupo (Cowlshaw y Dunbar 1991). Esta tendencia parece deberse a varios aspectos: en especies no estacionales el número de machos por grupo se aproxima a la proporción sexual operacional, por lo que

en comparación con el número de hembras y la estacionalidad reproductiva, expresa directamente el nivel de competición intrasexual (Cowlshaw y Dunbar 1991, Paul 1997); el número de hembras parece ser importante para explicar esta relación en especies con dimorfismo sexual, ya que en estas, normalmente con un reducido número de machos por grupo, el potencial de monopolización será más sensible a variaciones en el número de hembras (Cowlshaw y Dunbar 1991); el grado de estacionalidad reproductiva parece explicar exclusivamente las diferencias en el número de machos por grupo al nivel de los patrones de agrupamiento (grupos unimacho *versus* multimacho) (Nunn 1999a, Kutsukake y Nunn 2006); el número de machos por grupo se correlaciona con el número de hembras, por lo que el efecto de la variación en el número de hembras, aunque indirectamente, podrá también afectar el sesgo reproductivo (Nunn 1999a). Finalmente, es también importante destacar que no siempre un alto potencial de monopolización, asociado al rango alfa, se traduce en un alto grado de sesgo reproductivo: las estrategias reproductivas de las hembras (*cf.* Apartado II.3.3.3) y de los otros machos (*cf.* Apartados II.3.3.1 y II.3.3.2), podrán disminuir el sesgo reproductivo. [Por ejemplo, independientemente del tamaño grupal (expresado como el número de machos o de hembras), mayores niveles de estacionalidad reproductiva se asocian a una mayor proporción de paternidades por machos extragrupales (van Noordwijk y van Schaik 2004).]

Así, ya sea analizado como factor dependiente (Noordwijk y van Schaik 2004) o independiente (Kutsukake y Nunn 2006) el número de machos por grupo parece ser una variable clave para la comprensión de variaciones en el grado de sesgo reproductivo dentro de los grupos de primates. En este sentido, en el primer análisis extensivo de la aplicabilidad de los modelos de sesgo reproductivo a los primates (*cf.* Apartado II.3.4.2) Kutsukake y Nunn (2006) verificaron que en una muestra de 31 especies solamente el número de machos se relaciona negativa y significativamente con el grado de sesgo reproductivo.

II.4.2. Sesgo reproductivo y adquisición del rango

Existen tres formas básicas de adquisición del rango alfa: desafiando directamente al macho alfa actual, ya sea en el contexto de inmigración o de residencia (ej. *Cebus capucinus*: Perry 1998a, b; *Gorilla beringei*: Watts 2000; *Macaca fascicularis*: van Noordwijk y van Schaik 2001; *Semnopithecus entellus*: Borries 2000; *Theropithecus gelada*: Dunbar 1984); formando un nuevo grupo a través del reclutamiento de hembras o por la fisión de un grupo existente (ej. *Gorilla beringei*: Watts 1990; *Macaca sylvanus*: Kuester y Paul 1997; *Presbytis thomasi*: Steenbeek *et al.* 2000); o heredando el rango a causa de la muerte o desaparecimiento del macho alfa (ej. *Macaca fuscata*: Sprague *et al.* 1996; *M. mulatta*: Berard 1999). En los dos primeros casos, los machos actúan normalmente de manera individual, aunque a veces se forman coaliciones con el objetivo de invadir y desplazar a los machos dominantes (ej. *Alouatta seniculus*: Crockett y Sekulic 1984, Pope 1990; *Saimiri oerstedii*: Boinski *et al.* 2005). En el último caso, la adquisición del rango no se asocia a desafíos directos pero sí al tiempo de permanencia en los grupos y a la edad; en estas circunstancias el acenso de un macho puede ser facilitado por el apoyo de otros individuos. Se diferencian así dos estilos distintos para la adquisición del rango alfa, desafío y sucesión.

Estos estilos de adquisición del rango alfa se relacionan con diferentes grados de sesgo reproductivo. Cuando los beneficios del alto rango son bajos, i.e. el sesgo reproductivo es bajo, los costos implicados en los desafíos (ej. lesiones) serán demasiado altos, por lo que el rango se obtendrá normalmente por sucesión (van Noordwijk y van Schaik 2004). Así, ya que a medida que el tamaño grupal aumenta el sesgo reproductivo disminuye, en grupos grandes (≥ 10 machos: van Noordwijk y van Schaik 2004) la sucesión es el sistema utilizado normalmente para la ascensión jerárquica. Dos factores explican esta tendencia: primero, en grupos mayores más competidores estarán presentes, por lo que los retadores enfrentarán mayor resistencia; segundo, y en el caso de los machos inmigrantes, el desconocimiento de las relaciones de poder intragrupal podrá disminuir la eficacia de los desafíos. En un sistema de

sucesión los machos con rangos más altos son normalmente los que tienen un tiempo de residencia más prolongado en los grupos, por lo que se verifica una relación positiva entre edad y rango (ej. *Macaca fuscata*: Itoigawa 1993, Nakamichi *et al.* 1995; *M. mulatta*: Sprague *et al.* 1996, Berard 1999; *M. sylvanus*: Kuester y Paul 1992).

En contraste, los sistemas de desafío se asocian a mayor sesgo reproductivo, grupos con menos competidores, y a la toma de grupos por machos jóvenes extragrupales (van Noordwijk y van Schaik 2004). Por ejemplo, en varias especies de cercopitecinos aunque los machos pueden inmigrar de manera no agresiva a cualquier edad, solamente machos adultos jóvenes llevan a cabo inmigraciones agresivas exitosas durante las cuales adquieren el rango alfa (ej. *Chlorocebus aethiops*: Henzi y Lucas 1980; *Macaca fascicularis*: Wheatley 1982, van Noordwijk y van Schaik 1985; *M. fuscata*: Sprague 1992; *M. mulatta*: Neville 1968; *Papio cynocephalus*: Hamilton y Bulger 1990). Sin embargo, y como se refirió anteriormente, el éxito de los desafíos de los machos extragrupales depende del tamaño grupal; a medida que el número de machos grupales aumenta, las probabilidades de éxito en los desafíos disminuyen para machos extragrupales, pero aumentan para los machos residentes (ej. *Cebus olivaceus*: Robinson 1988; *Macaca fascicularis*: van Noordwijk y van Schaik 1985, 2001).

II.4.3. Sesgo reproductivo y dispersión

El balance entre los costos (ej. vulnerabilidad a los depredadores: Alberts y Altmann 1995) y los beneficios (ej. oportunidades reproductivas: Altmann 2000) de la dispersión es influenciado por el tiempo que transcurre antes de la integración en nuevos grupos; este puede ser próximo a cero, cuando los individuos se transfieren durante encuentros intergrupales (ej. *Macaca mulatta*: Melnick *et al.* 1984), breve, cuando los emigrantes se dirigen hacia grupos adyacentes (ej. *Alouatta seniculus*: Pope 1990; *Chlorocebus aethiops*: Cheney y Seyfarth 1983; *Macaca fascicularis*: van Noordwijk y van Schaik 2001), o largo (van Noordwijk y van Schaik 2004). En el último caso, también difiere

entre los casos en que los machos permanecen solitarios (ej. *Macaca fuscata*: Muroyama *et al.* 2000; *M. sylvanus*: Mehlman 1986; *Papio cynocephalus*: Alberts y Altmann 1995; *Saimiri sciureus*: Boinski *et al.* 2005) o en la compañía de otros machos, i.e., bandos de machos (ej. *Gorilla beringei*: Watts 2000; *Lemur catta*: Sussman 1992; *Macaca fascicularis*: van Noordwijk y van Schaik 2001; *M. fuscata*: Sprague *et al.* 1996; *M. maurus*: Okamoto *et al.* 2000; *M. mulatta*: Drickamer y Vessey 1973; *M. silenus*: Kumar y Kurup 2001; *Papio anubis*: Packer 1979a; *P. cynocephalus*: Alberts y Altmann 1995; *Presbytis thomasi*: Steenbeek *et al.* 2000; *Saimiri boliviensis*: Boinski *et al.* 2005; *Semnopithecus entellus*: Rajpurohit *et al.* 1995). En la mayoría de las especies citadas los machos se mantienen en asociación con parientes o familiares desde en momento en que emigran. Esta asociación reduce los costos de la dispersión y, debido a una mayor tolerancia entre estos individuos, puede facilitar la cooperación para la invasión periódica de grupos ya establecidos (ej. *Semnopithecus entellus*: Borries 2000) para la toma de esos grupos y expulsión de los machos residentes (ej. *Saimiri boliviensis* y *S. oerstedii*: Boinski *et al.* 2005). La cooperación entre individuos emparentados o familiares también es posible cuando los machos inmigran hacia grupos en que residen machos conocidos (ej. cercopitecinos: Melnick y Pearl 1987).

Partiendo de la hipótesis de que los apareamientos endogámicos disminuyen el éxito reproductivo (*cf.* Apartado II.1.1.1), se espera que las decisiones de dispersión de los machos se relacionen con la probabilidad de ocurrencia de ese tipo de apareamientos. Esta predicción es aparentemente confirmada por dos líneas de evidencia: los machos se dispersan más frecuentemente cuando residen en grupos con menos hembras y cuando la proporción de hembras emparentadas en el grupo es alta (van Noordwijk y van Schaik 2004). Así, la presencia de hembras con las que los machos se relacionen matrilinealmente promoverá la dispersión natal (ej. *Macaca fascicularis*: van Noordwijk y van Schaik 2001; *M. sylvanus*: Kuester y Paul 1997), mientras que el número de hijas tendrá el mismo efecto sobre la dispersión secundaria. En el contexto de la dispersión secundaria, y

especialmente en especies con alto sesgo reproductivo, los machos dominantes se transferirán cuando la proporción de hijas sexualmente activas rebase un determinado umbral.

Sin embargo, en algunas especies en que los machos se dispersan secundariamente el tiempo de tenencia de los grupos ('tenure') es inferior a la edad de maduración sexual de sus posibles hijas (ej. *Cebus capucinus*: Jack y Fedigan 2004b; *Chlorocebus aethiops*: Henzi y Lucas 1980; *Macaca fuscata*: Sprague *et al.* 1996; *Papio cynocephalus*: Alberts y Altmann 1995), o superior a ésta (ej. *Lemur catta*: Sauther y Sussman 1993; *Macaca fascicularis*: van Noordwijk y van Schaik 2001). Estas observaciones convergen con los aspectos discutidos en el Apartado II.1.1.1, apoyando la preponderancia de los mecanismos conductuales de evitación de la endogamia sobre explicaciones asociadas a la dispersión, y la relación entre dispersión y competición intrasexual por la reproducción (Jack 2003).

Así, las decisiones de transferencia de los machos parecen depender de las perspectivas de maximización del éxito reproductivo en los grupos receptores, y varían entre especies de acuerdo con el grado de sesgo reproductivo: Cuando el sesgo reproductivo es alto, y por lo tanto los grupos tendrán pocos machos y la adquisición de la dominancia será por desafío, los machos se transfieren de acuerdo con características de los machos dominantes que residen en los grupos receptores, como el tiempo de tenencia o identidad de los machos alfa (van Noordwijk y van Schaik 2004; ej. *Cebus capucinus*: Jack y Fedigan 2004b; *Macaca fascicularis*: van Noordwijk y van Schaik 2001; *Semnopithecus entellus*: Borries 2000). Cuando el sesgo reproductivo es intermedio, la distribución de la reproducción entre los machos no dominantes se correlacionará con el rango (van Noordwijk y van Schaik 2004). En estas circunstancias, como existirán normalmente más machos residentes y la adquisición de un rango alto podrá depender del tiempo de permanencia en el grupo, la transferencia se relacionará con las proporciones sexuales (ya que el número de hembras podrá condicionar el acceso de los subordinados a la

reproducción), y con la probabilidad de adquisición de rango alto (ej. *Macaca sinica*: Dittus *et al.* 2001; *M. tibetana*: Zhao 1994; *Papio anubis*: Packer 1979b; *P. cynocephalus*: Alberts y Altmann 1995, Alberts *et al.* 2003). Cuando el sesgo reproductivo es bajo, la competencia reproductiva será indirecta, por lo que dependerá normalmente y en exclusiva de las características demográficas de los grupos. En estas circunstancias, los machos se transferirán hacia grupos con proporciones sexuales más atractivas (ej. *Macaca fuscata*: Sprague *et al.* 1996).

II.4.4. Sesgo reproductivo y regímenes de competición

Recientemente, van Schaik y colaboradores (Pandit y van Schaik 2003; van Schaik *et al.* 2004, 2006) revisaron las características de las coaliciones establecidas entre machos, enfocándose en la relación entre los diferentes tipos de coaliciones (conservadoras, de puente, o revolucionarias, y niveladoras o modificadoras de rango), el grado de despotismo dentro los grupos, y el grado de sesgo reproductivo. En su modelo, los autores encuentran que en grupos multimacho a medida que el nivel de sesgo reproductivo aumenta, las relaciones de dominancia se vuelven más despóticas, influenciando el tipo de coaliciones que se establecen: cuando el sesgo reproductivo es bajo, las relaciones de rango (diferencias) son poco claras y las coaliciones tienden a ser revolucionarias y niveladoras; cuando el sesgo reproductivo es mediano, las relaciones de rango tienden al despotismo y las coaliciones son revolucionarias y resultan normalmente en modificaciones de las relaciones de rango entre los machos; cuando el sesgo reproductivo es alto, las coaliciones son igualmente modificadoras de rango, pero son de tipo puente (*cf.* Figura 2.5).

La Figura 2.6 representa diferentes curvas de beneficio (en términos de fertilizaciones) asociadas al rango de los machos en diferentes regímenes de competición. Aunque esta relación presenta variaciones, discutidas a continuación, es invariablemente negativa y la curva es cóncava, ya que los

machos compiten por un recurso cuyo valor máximo es constante (van Schaik *et al.* 2006).

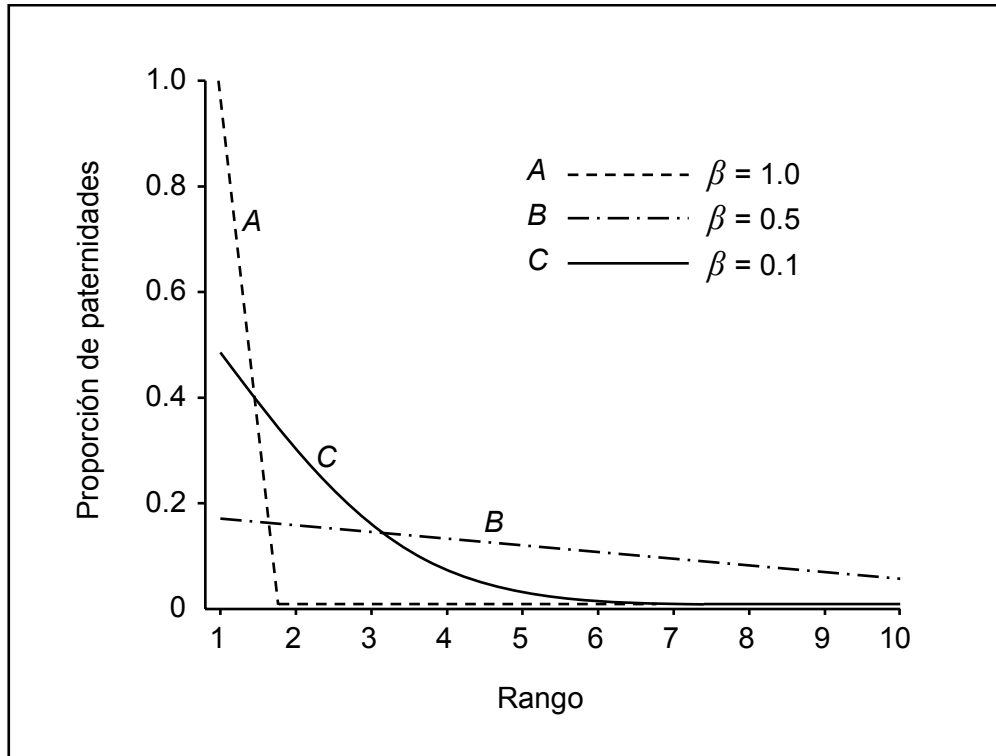


Figura 2.6. Curvas de beneficios en términos de éxito reproductivo, asociadas al rango de los machos de acuerdo con el grado de despotismo (β) (en van Schaik *et al.* 2006).

En la gráfica β es el grado de despotismo, el cual se relaciona negativamente con el número de hembras por grupo, la duración de los estros, y el grado de traslape de los estros. Así, de acuerdo con el tipo de régimen de competición (de despótico a igualitario) tres curvas básicas se pueden identificar en esta relación: Cuando la concentración de la paternidad es muy alta, normalmente un sólo macho, el macho alfa, se reproduce, por lo que la curva de despotismo presenta una pendiente muy marcada (curva A), i.e., los beneficios del rango son muy altos. Este es el caso de los grupos unimacho, grupos unimacho con seguidores, y de los grupos multimacho en que los machos dominantes logran una monopolización absoluta de las hembras receptivas. En estas circunstancias la competición entre los machos será de

tipo directo (Pandit y van Schaik 2003, van Schaik *et al.* 2006). A niveles intermedios de sesgo reproductor (curva *B*), las relaciones de rango ordenan los machos en una cola, un sistema descrito anteriormente, que determina la prioridad de acceso a la reproducción; de este modo, la relación tiende a ser isométrica. En estas circunstancias, el control de la reproducción por parte de los machos alfa disminuye en función de varios factores ya referidos, como las estrategias reproductivas de las hembras, las estrategias reproductivas alternativas de los machos, o las condiciones demográficas, y también por la posibilidad de establecimiento de coaliciones entre los subordinados. Esta parece ser la condición modal para los primates y refleja las principales predicciones del modelo de control parcial. Finalmente, en determinadas circunstancias la proporción de paternidades de cada macho dependerá de factores independientes de las relaciones jerárquicas. De este modo, la curva de respuesta (*C*) presenta un declive progresivo, que responde a factores como la competición espermática o aumentos en el número de machos por grupo. En este caso, se espera que el grado de despotismo en las relaciones sociales sea mínimo, i.e., tendencia hacia el igualitarismo (Pandit y van Schaik 2003, van Schaik *et al.* 2006).

II.4.5. Esquema integrador final

La diversidad es un calificativo recurrentemente asociado a los primates; esta se puede apreciar en prácticamente cualquier dimensión que se investigue, ya sea a nivel ecológico, fisiológico, morfológico o demográfico, entre otros. Sin embargo, es a nivel de la diversidad conductual que los primates se destacan como grupo evolutivo, y esta diversidad es además acompañada por un importante grado de complejidad y sofisticación. En este sentido, las generalizaciones en términos conductuales son normalmente difíciles, ya que la conducta social presenta patrones de variación virtualmente infinitos. La información incluida en la introducción de este trabajo pretende reflejar, de manera no exhaustiva, esa diversidad; sin embargo, y con el objetivo de establecer una base robusta para la investigación de la conducta social de los machos de la especie *Alouatta palliata*, se utilizaron, siempre que fue posible,

trabajos en que se realizaron comparaciones amplias. Este tipo de trabajos permite identificar tendencias generales, y de este modo, generar predicciones aplicables a casos específicos.

De este modo, y empezando por la enunciación de los postulados fundamentales del modelo socioecológico en el Apartado I.2 (*cf.* Figura 1.1), se describieron las condiciones asociadas a la estructuración de la conducta social de las hembras. Los avances en la comprensión y modelización de la conducta de las hembras no han sido posibles en el caso de los machos; el único modelo que ha intentado hasta el momento definir condiciones fundamentales para la evolución conductual de los machos no ha podido explicar diversas variantes observadas (Apartado II.3.1, *cf.* Figura 2.3). Estas limitaciones están estrechamente asociadas a dos aspectos: en una mayoría de especies de primates los machos se dispersan de sus grupos de nacimiento, y han existido normalmente dificultades en la cuantificación de las consecuencias distales de la conducta de los machos. En el primer caso, el alcance temporal y logístico de varios estudios permite en la actualidad conocer con mayor detalle las actividades de los machos que se dispersan de sus grupos de nacimiento (ej. Borries 2000, van Noordwijk y van Schaik 2001, Boinski *et al.* 2005). Por otro lado, y gracias a los avances logrados en la utilización de técnicas no invasivas para la investigación del parentesco genético de los individuos, se conocen actualmente las relaciones de paternidad intragrupal e intrapoblacionales de un número creciente de especies de primates. De este modo, una imagen más completa de las trayectorias de vida de los machos empieza a consolidarse (van Noordwijk y van Schaik 2004, Kutsukake y Nunn 2006, van Schaik *et al.* 2006). Sin embargo, algunos aspectos de la conducta de los machos siguen todavía sin ser clarificados. Entre estos, se destaca la relación entre el parentesco patrilineal y los patrones de cooperación en especies en que los machos son filopátricos (Strier 2004): trabajos recientes han demostrado que la filopatria y el parentesco matrilineal no son condiciones ni necesarias, ni suficientes para la cooperación (afiliación y establecimiento de coaliciones) entre machos (Apartado II.3.5.3).

Como se ha visto a lo largo de este apartado, avances en los conocimientos relativos a la ecología del comportamiento de los primates machos permiten actualmente reconocer y predecir patrones de reparto de la reproducción dentro de los grupos. De este modo, y para finalizar la introducción, se presenta una representación esquemática, que sin ser concluyente, resume algunas de las relaciones fundamentales para la comprensión de los primates machos (Figura 2.7).

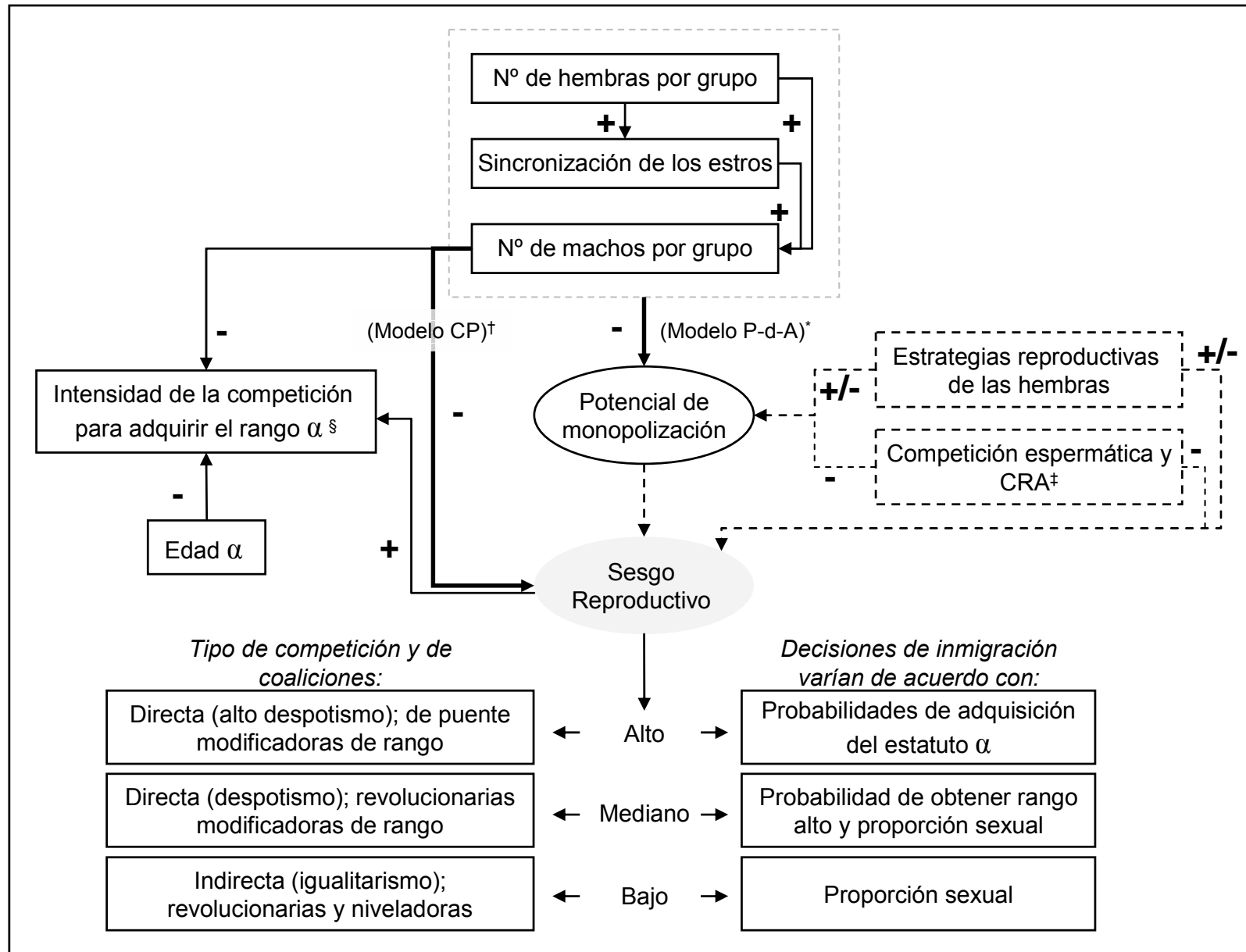


Figura 2.7. Esquema representativo de los principales factores que parecen afectar la estructuración de la conducta de los primates machos. * Modelo de prioridad-de-acceso; [†] Modelo de control parcial; [‡] CRA: Comportamientos reproductivos alternativos; [§] α (alfa): rango más alto dentro de los grupos. Empezando por la parte superior de la figura, el rectángulo con línea punteada agrupa las relaciones discutidas en el Apartado II.2 en cuanto a la influencia de los efectos de la distribución espacial y temporal de las hembras: ambos factores se relacionan positivamente con el número de machos por grupo. Se representa igualmente la relación positiva que existe entre el número de hembras por grupo y el grado de sincronización de los estros. En el contexto del modelo de prioridad-de-acceso (Apartado II.3.4.1), este conjunto de factores se relaciona negativamente con el potencial de monopolización reproductiva de los machos (elipse blanca al centro). Sin embargo, otros aspectos influyen sobre el potencial de monopolización (rectángulos punteados al centro a la derecha): Las estrategias reproductivas de las hembras pueden aumentar o disminuir ese potencial (Apartado II.3.3.3); en el caso de los machos, la competición espermática y los comportamientos reproductivos alternativos se relacionan negativamente con la monopolización reproductiva (Apartado II.3.3.1). Cuando la monopolización es baja, se espera que el grado de sesgo reproductivo (elipse gris al centro) sea bajo, y viceversa. Sin embargo, aún en los casos en que el potencial de monopolización es alto, las estrategias de las hembras y de los machos podrán eludir las relaciones jerárquicas, disminuyendo de este modo el sesgo reproductivo. El número de machos por grupo parece ser el único factor que afecta el sesgo reproductivo (Apartado II.4.1), convergiendo esta relación (negativa) con las predicciones del modelo de control parcial (Apartado II.3.4.2). El sesgo reproductivo parece influenciar varias características de la conducta de los machos: Primero, la intensidad de la competición asociada a la adquisición del rango alfa (al centro a la izquierda) se relaciona positivamente con el sesgo reproductivo (Apartado II.4.2). Cuando el sesgo reproductivo es alto, el rango es obtenido a través de desafíos directos y los machos alfa son normalmente jóvenes (relación negativa entre intensidad de la competición para adquisición del rango alfa y la edad); cuando el sesgo reproductivo es bajo, los machos alcanzan el rango alfa por sucesión y son usualmente mayores. El número de machos por grupo parece también influenciar directamente la competición para la adquisición del rango: los desafíos solamente se dan en grupos con pocos machos, mientras que la sucesión es el estilo de adquisición común en grupos grandes. Segundo, las tendencias migratorias de los machos (abajo a la derecha; Apartado II.1) varían de acuerdo con el sesgo reproductivo (Apartado II.4.3). A medida que el sesgo reproductivo aumenta, las decisiones de inmigración dependen menos de las características demográficas de los grupos receptores y más de las probabilidades de adquisición de un rango que permita el acceso a la reproducción. Tercero, el sesgo reproductivo tiene consecuencias directas sobre el régimen de competición (Apartados II.3.1 y II.4.4) y los patrones de relaciones sociales de los machos (Apartado II.3.5) (abajo a la izquierda). El sesgo reproductivo se relaciona positivamente con el grado de despotismo en las relaciones sociales de los machos (Apartado II.3.4.3), y con el impacto que las coaliciones pueden tener sobre el rango de los machos (Apartado II.3.5.3).

Antecedentes y Diseño de la Investigación

III. Antecedentes

III.1. El género *Alouatta* y la especie de estudio, *A. palliata*

III.1.1. Taxonomía, distribución y características físicas

En los próximos apartados que se describirá brevemente la información más relevante en cuanto a los aspectos nominados en el título; para mayor detalle consultar las referencias citadas a continuación. Taxonomía e historia filogenética: Ford 1986, 2005; Schneider *et al.* 1993, 1996; Rylands *et al.* 2000, 2005; Cortés-Ortiz *et al.* 2003; Groves 2001. Distribución: Rylands *et al.* 1995, 1996, 2000; Cortés-Ortiz *et al.* 2003; Di Fiore y Campbell 2007. Características físicas: Hill 1962; Napier y Napier 1967, 1985; Crockett y Eisenberg 1987; Ford y Davies 1992; Ford 1994, 2005.

III.1.1.1. Taxonomía

Los monos aulladores (género *Alouatta*) son primates del Nuevo Mundo pertenecientes a la subfamilia Atelinae, que incluye también a los monos araña (*Ateles*), los muriquis (*Brachyteles*) y los monos lanudos (*Lagothrix*, *Oreonax*).

Estos géneros se separan actualmente en dos tribus, incluyendo una (Alouattini) a los monos aulladores y la otra a los demás géneros (Atelini); se estima que estos dos grupos habrán tenido un ancestro común hace aproximadamente 15 o 16 millones de años (Schneider *et al.* 1993, 1996, Rylands *et al.* 2000). Dentro del género *Alouatta* se reconocen actualmente ocho especies: *A. belzebul*, *A. caraya*, *A. guariba*, *A. macconelli*, *A. nigerrima*, *A. palliata*, *A. pigra*, *A. sara*, *A. seniculus* (Cortés-Ortiz *et al.* 2003). Respecto a la taxonomía de la especie *Alouatta palliata*, se han identificado hasta un máximo de cinco subespecies: *A. p. aequatorialis*, *A. p. coibensis*, *A. p. mexicana*, *A. p. palliata*, *A. p. trabeata* (para una revisión reciente de la historia evolutiva y relaciones taxonómicas del género consultar Rylands *et al.* 2005). Finalmente, la subespecie *A. p. mexicana* ha sido propuesta para distinguir a los monos aulladores de manto

de México (estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco, y Chiapas) y Guatemala. Sin embargo, no existe actualmente un consenso en cuanto a la utilización del estatuto de subespecie para estas poblaciones (ej. *pro*: Hall 1981, Froehlich y Froehlich 1986, 1987; Rylands *et al.* 2005; *contra*: Groves 2001), por lo que en este trabajo los monos aulladores encontrados en México serán referidos como *A. palliata*.

III.1.1.2. Distribución

Los monos aulladores son los primates Neotropicales con la distribución más amplia dentro del continente americano: del norte de Argentina hasta el sureste de México (Figura 3.1). Ocupan diversos tipos de hábitats, desde selvas húmedas perennifolias a bosques semidecíduos altamente estacionales, y se pueden encontrar a diferentes gradientes altitudinales (0 a 3200 msnm) (Crockett 1998). El rango de distribución latitudinal de la especie *A. palliata* va desde el sureste de México al noroeste de Perú (Crockett y Eisenberg 1987, Crockett 1998, Cortés-Ortiz *et al.* 2003).

III.1.1.3. Características físicas

Los monos aulladores son cuadrúpedos arbóreos que ocupan los estratos mediano a alto de los bosques Neotropicales; la locomoción es facilitada por la prensibilidad de su cola, principalmente en los desplazamientos asociados a actividades de forrajeo (Crockett y Eisenberg 1987, Bezanson 2005).

Una de las características más distintivas de los monos aulladores es la emisión de potentes vocalizaciones (ej. Sekulic 1982a, b; Whitehead 1995; Cornick y Marrowitz 2002; Aguiar *et al.* 2003). La producción de estas llamadas de largo alcance ('loud calls') es posible por el gran desarrollo del hueso hioides, que parece cumplir funciones de resonancia y amplificación (Crockett y Eisenberg 1987). Este hueso es mayor en los machos, quienes por veces cooperan en la emisión de los rugidos; el grado de dimorfismo en el hioides varía entre especies

(Crockett y Eisenberg 1987). Otros aspectos relacionados con las funciones de las vocalizaciones en los monos aulladores se referirán a lo largo de este capítulo.

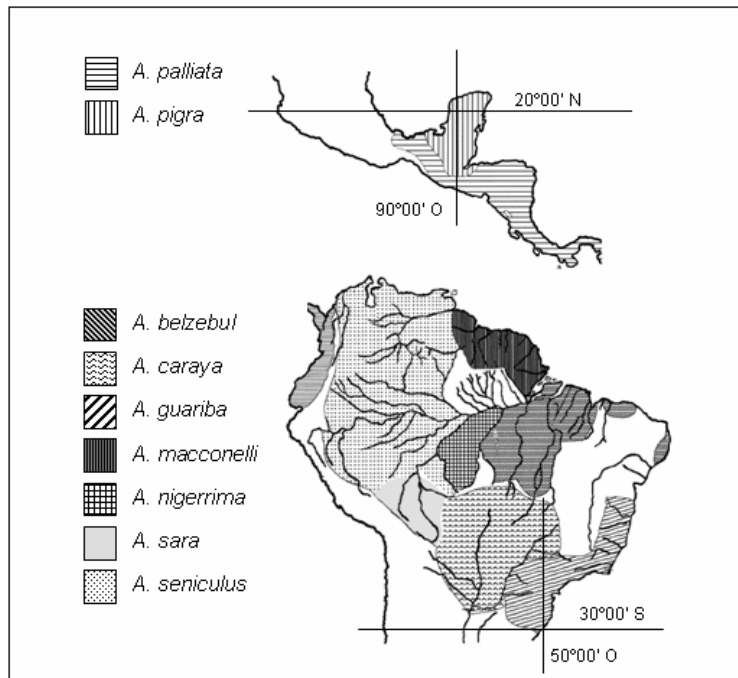


Figura 3.1. Distribución de las diferentes especies del género *Alouatta* en América. En el mapa de arriba se representa Mesoamérica, una región en la que habitan solamente los monos aulladores de manto (*A. palliata*) y negros (*A. pigra*); en el mapa de abajo se pueden visualizar las distribuciones de los monos aulladores sudamericanos (modificado de Cortés-Ortiz *et al.* 2003).

Respecto al peso corporal, los monos aulladores están entre las especies de primates Neotropicales más pesadas. El peso corporal varía significativamente entre especies: entre 12.5 Kg y 4 Kg en machos adultos de *A. seniculus* y *A. caraya*, respectivamente; entre 10 Kg y 3.1 Kg en hembras adultas de *A. seniculus* y *A. palliata*, respectivamente (Di Fiore y Campbell 2007). Estas diferencias se reflejan en el grado de dimorfismo sexual en tamaño corporal; como se puede observar en la Figura 3.2, *A. belzebul* es la especie con menor dimorfismo (1.32) mientras que *A. pigra* tiene el valor más alto (1.76) (Ford 1994). El género *Alouatta*, como grupo evolutivo, es el más dimórfico dentro de los primates del

Nuevo Mundo; *A. pigra* es la especie con mayor dimorfismo entre todos los primates Neotropicales, y pocas especies tienen valores más altos que los demás monos aulladores (*Callithrix geoffroyi*, *Cebus albifrons* y *C. capucinus*, *Lagothrix lagotricha*, *Pithecia monachus*, *Saimiri boliviensis* y *S. vanzolinii*: Ford 1994).

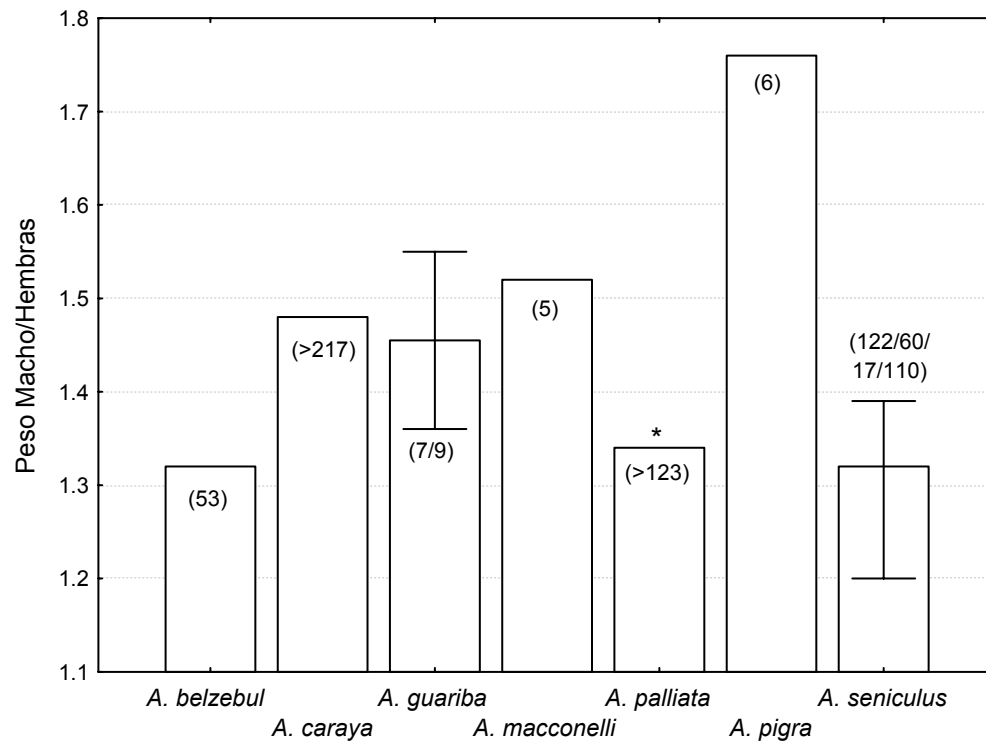


Figura 3.2. El grado de dimorfismo sexual en peso corporal en varias especies de monos aulladores. No se conocen actualmente los pesos corporales de individuos de las especies *A. nigerrima* y *A. sara*. Entre paréntesis se indica el número de individuos muestreados; las columnas indican el valor mediano, y en los casos en que para una misma especie se reportan diferentes grados de dimorfismo se representa igualmente el rango de variación (i.e. valores mínimos y máximos) y el número de individuos muestreados en cada estudio (separados por una diagonal) (referencias en Di Fiore y Campbell 2007). * Cf. Figura 3.3.

En el caso de *A. palliata*, recientemente Glander (2005) destacó la importancia de tener en cuenta variaciones en diversos factores, como la estación del año en

que se pesan los sujetos o el tipo de hábitat en que estos viven, a la hora de comparar el peso corporal entre individuos y poblaciones.

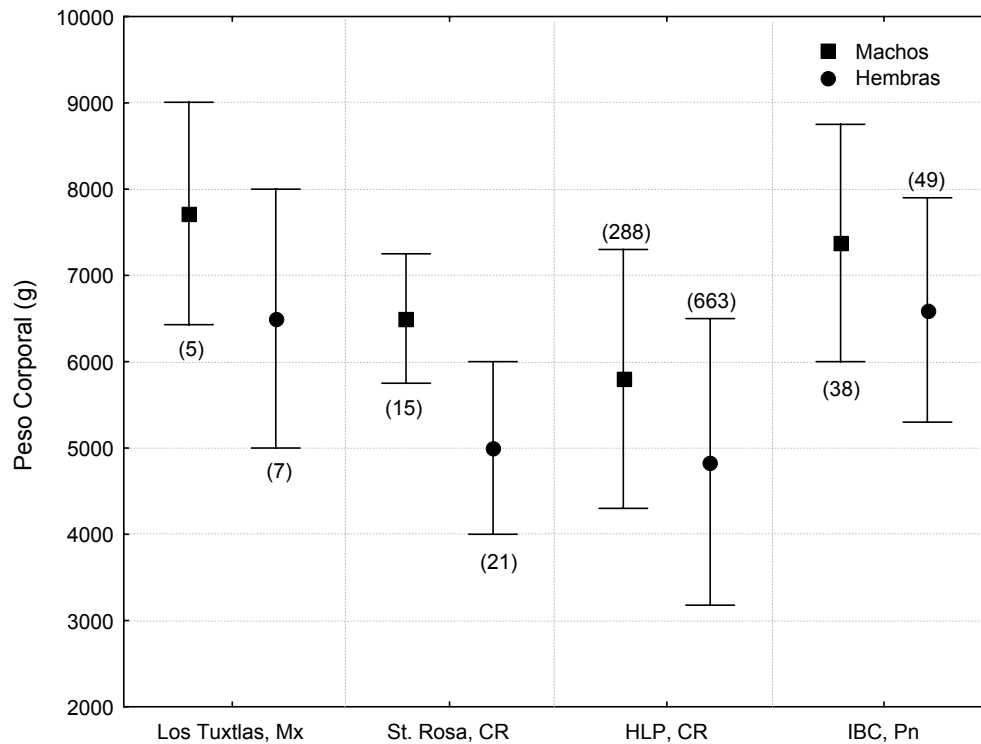


Figura 3.3. Variaciones en el peso corporal por sexo de la especie *A. palliata* en México (Mx), Costa Rica (CR; HLP es Hacienda La Pacifica) y Panamá (Pn; IBC es Isla de Barro Colorado). Se representa la media y los valores mínimos y máximos; entre paréntesis se indica el número de individuos muestreados (referencias *en* Glander 2005).

Como se puede apreciar en la Figura 3.3 los datos reunidos por el autor demuestran una notable variación del peso corporal para cada sexo, tanto dentro, como entre poblaciones. Por ejemplo, el peso corporal máximo de las hembras en Los Tuxtlas (8 Kg) y en la Isla de Barro Colorado (7.9 Kg; IBC) es más alto que el peso corporal máximo de los machos de St. Rosa (7.25 Kg) y Hacienda La Pacifica (7.3 Kg; HLP); también, el peso medio de las hembras de IBC (6.5 Kg) es más alto que el peso medio de los machos de HLP (5.8 Kg) e igual al de los de St.

Rosa. Lógicamente, la variabilidad interpoblacional reportada dificulta el cálculo de los valores de dimorfismo sexual en peso corporal; considerando los valores medios del peso corporal por cada lugar, y por orden decreciente, el dimorfismo sexual sería de 1.32 en St. Rosa, 1.24 en HLP, 1.21 en Los Tuxtlas y 1.12 en la IBC.

En el trabajo citado el autor consideró que la variación observada en los pesos corporales entre poblaciones no se puede explicar por variaciones ecológicas o demográficas; sin embargo, esta posibilidad no puede ser descartada, ya que no se analizaron cuantitativamente esas relaciones.

Respecto al dimorfismo en el tamaño de los caninos, el género *Alouatta* presenta los valores más altos entre los monos del Nuevo Mundo (Kay *et al.* 1988). Considerando los valores de las diferentes especies de monos aulladores, y por orden decreciente, *A. belzebul* (1.426) y *A. guariba* (1.405) presentan el mayor dimorfismo, seguidas por *A. caraya* (1.338) y *A. seniculus* (1.32), y finalmente *A. palliata* (1.283) y *A. pigra* (1.255).

III.1.2. Estrategia de forrajeo

Como se puede verificar en la Figura 3.4, en una mayoría de estudios se ha observado que los monos aulladores de manto mantienen una dieta en gran parte folívora, aunque el consumo de frutos en algunas poblaciones es bastante alto (IBC y hábitat continuo en Los Tuxtlas).

La alta proporción de hojas que consumen estos primates limita la cantidad de energía que pueden invertir en otras actividades. Así, los monos aulladores de manto dedican la mayor proporción de su tiempo diurno de actividad al descanso ($\geq 65\%$) y la menor a los desplazamientos y actividades sociales ($\leq 10\%$); por otro lado, los recorridos diarios son normalmente cortos (< 700 m) (Figura 3.5).

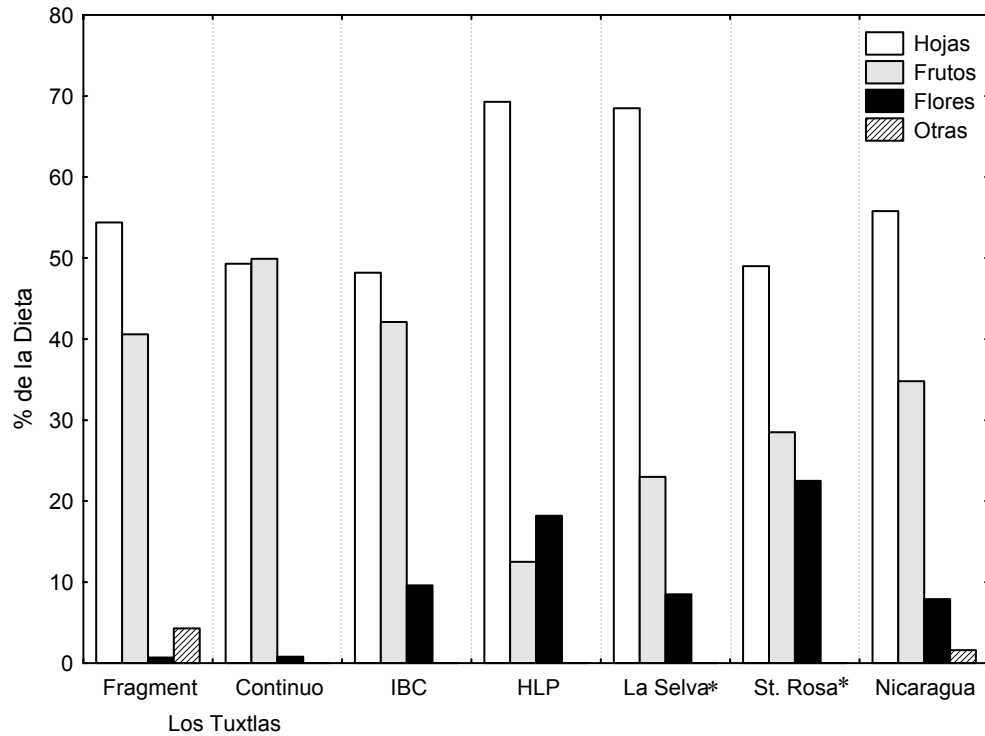


Figura 3.4. Proporción de tiempo dedicado al consumo de diferentes partes vegetales por los monos aulladores de manto (*A. palliata*) en diferentes estudios (referencias en Di Fiore y Campbell 2007). [En la región de Los Tuxtlas se han reportado valores para grupos que viven en hábitat continuo no perturbado (Continuo) y para grupos en fragmentos (Fragment).] * Costa Rica.

Estos tres aspectos, dieta predominantemente folívora, períodos largos de descanso y recorridos cortos, definen una estrategia de minimización de los gastos energéticos, estrategia que se ha asociado a diversos aspectos de la socioecología de estos primates, como por ejemplo las historias de vida (Fedigan y Jack 2001), la frecuencia y tipo de interacciones sociales (ej. Crockett y Eisenberg 1987), o los regímenes de explotación de los recursos (Glander 1980), entre otros.

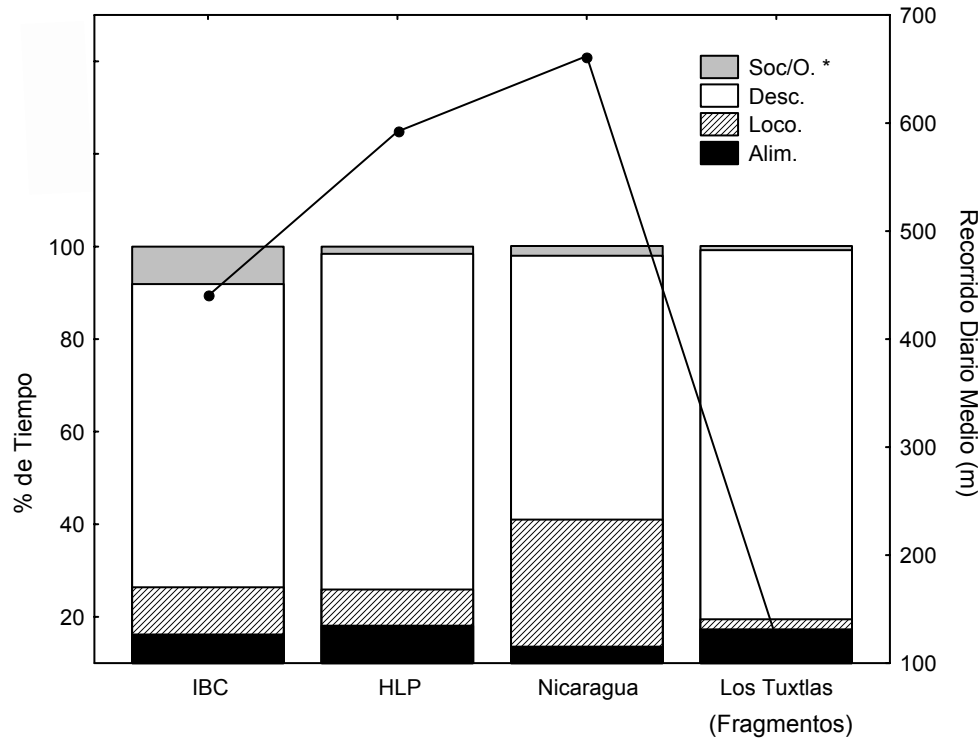


Figura 3.5. Porcentaje del tiempo de actividad diurna dedicado a cada actividad (columnas) y longitud promedio de los recorridos diarios (línea) de *A. palliata* en diferentes poblaciones (Glander 1978, Milton 1980, Estrada 1984, Teafor y Glander 1996, Estrada *et al.* 1999, Williams-Guillén 2003). * Soc/O. son actividades sociales u otras; Desc. es descanso; Loco. es locomoción; Alim. es alimentación.

III.1.3. Parámetros reproductivos y de las historias de vida

Entre las tres poblaciones para las que se dispone de información en cuanto a la distribución de los nacimientos a lo largo del año, solamente en St. Rosa existen evidencias de estacionalidad reproductiva en *A. palliata* (Fedigan *et al.* 1998); tanto en HLP como en IBC los nacimientos ocurren a lo largo de todo el año, aunque parecen existir picos durante la temporada seca, cuando la disponibilidad de alimento es mayor (Glander 1980, Jones 1980b, Milton 1982). La ausencia de estacionalidad en los nacimientos ha sido igualmente documentada en otras especies de monos aulladores (Crockett y Eisenberg 1987, Strier *et al.* 2001).

En los monos aulladores los nacimientos son de una cría por parto (Dias 2005), aunque el nacimiento de gemelos ha sido observado (Crockett y Eisenberg 1987). Siguiendo el patrón típico de los antropoides, las crías mantienen una gran dependencia de sus progenitoras durante las primeras fases de la vida (ej. Sekulic 1983, Clarke 1990, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2006); el final de la fase infantil es marcado por el destete, concluido como máximo a los 12 meses, aunque se han observado juveniles mamando a la edad de 72 semanas (Clarke 1990). La fase juvenil se prolonga de los 12 a los 36 meses (*Alouatta palliata*: Clarke 1990). De acuerdo con Clarke (1990, *A. palliata*) los inmaduros interactúan preferentemente con su progenitora y con su padre.

La edad de la madurez sexual varía entre sexos. Las hembras pueden tener su primera cría a los tres años y alcanzan el tamaño corporal adulto a los cuatro años; Glander (1980) observó que las hembras primíparas casi siempre pierden sus crías. En el caso de los machos, aunque la reproducción puede ser fisiológicamente posible antes, solamente a los cuatro años estos alcanzan el tamaño corporal adulto y se concluye el desarrollo de varias características sexuales secundarias (ej. descenso de los testículos y blanqueamiento del escroto, ensanchamiento de la laringe asociado al desarrollo del hueso hioides) (Carpenter 1965, Glander 1980).

El ciclo estral de las hembras dura un promedio de 16 días, con un periodo de receptividad de dos a cuatro días por ciclo. Las hembras podrán ciclar durante ocho a 15 meses antes de quedar gestantes (Glander 1980). La gestación dura 186 días, y como la lactancia puede durar hasta 18 meses, el período entre nacimientos puede ultrapasar los 22 meses; este es normalmente de entre 17 a 22.5 meses (Glander 1980, Milton 1982, Jones 1985, Cortés-Ortiz y Morales 1996, Cortés-Ortiz 1998). Las hembras no presentan actividad sexual durante un período de tres a cuatro meses después del nacimiento de sus crías.

El tiempo de vida máximo de los monos aulladores es de 30 años y se han observado hembras con más de 20 años de edad con crías dependientes (Glander 2005).

III.1.3.1. Sistema de apareamiento

Dos tipos de sistema de apareamiento se han identificado en los monos aulladores, poliginandria en *A. palliata* y poliginia en las demás especies (Jones 2004; Pope 1990, 1992; Di Fiore y Campbell 2007). En grupos multimacho de *A. pigra* y *A. seniculus* uno de los machos monopoliza el acceso y se aparea con las hembras receptivas (Pope 1990, Jones 2004); en *A. seniculus* se ha demostrado a través de pruebas de determinación de la paternidad genética que los machos alfa engendran la totalidad de las crías, resultando en altos niveles de sesgo reproductivo (Pope 1990). (En el mismo estudio se encontró que en grupos unimacho los machos residentes eran padres de todas las crías, i.e., la incidencia de apareamientos con machos extragrupal es nula.)

En los primeros estudios sistemáticos realizados con la especie *A. palliata* se observó que, aunque varios machos copulaban con las hembras receptivas, solamente los machos alfa accedían a estas en el pico estral, el momento en que la fertilización es más probable (Glander 1980, 1992; Jones 1980a, 1985; Clarke 1981; Clarke y Glander 1984). Así, aunque el sistema de apareamiento se clasificó como poliginandrico, se asumía la existencia de una disyunción entre éste y las consecuencias reproductivas de las diferencias de estatus de los machos. Con base en esta información se predijo que funcionalmente los grupos de *A. palliata* serían poliginicos, ya que el nivel de sesgo reproductor sería muy alto.

Sin embargo, informes provenientes de otras poblaciones indicaban que, a diferencia de HLP, el acceso a las hembras receptivas se distribuye más equitativamente entre los machos, independientemente de la fase del estro en que estas se encuentren (IBC: Bernstein 1964, Carpenter 1965, Wang y Milton 2003;

Isla Agaltepec, México: Córtes-Ortiz 1998, García 2001). De este modo, se planteaba la posibilidad de que en *A. palliata* existieran diferencias entre poblaciones en los regímenes de reparto de la reproducción entre los machos. Recientemente el análisis de la paternidad genética en la población de HLP reveló que, al contrario de lo que las observaciones conductuales sugerían, los machos alfa no engendran todas las crías (Ellsworth 2000). De este modo, y a pesar de las diferencias conductuales entre HLP y otras poblaciones, el sistema de apareamiento de *A. palliata* es funcionalmente poliginandrico, contrastando de este modo con la poliginia estricta observada en *A. seniculus*. Estas diferencias serán discutidas en mayor detalle en el Apartado III.2.

III.1.4. Demografía

III.1.4.1. Parámetros generales

Los grupos de monos aulladores se componen típicamente de varias hembras adultas, uno o más machos adultos, y varios individuos inmaduros. Como se puede apreciar en la Figura 3.6 (a), y a pesar de un alto grado de variación intra e interespecífica, *A. palliata* presenta grupos mayores (14.5 ± 4.5 individuos) y proporciones sexuales más altas (b; 2.3 hembras por macho) (Crockett y Eisenberg 1987, Chapman y Balcomb 1998, Crockett 1998). Las diferencias en la estructura grupal entre esta y las demás especies de monos aulladores resultan sobretodo de la presencia de más machos adultos. La proporción media de grupos unimacho en poblaciones de *A. palliata* es la más baja entre los monos aulladores: *A. palliata*: 15.5% (variación interpoblacional = 0-44%; $N = 150$ grupos); *A. belzebul*: 80% ($N = 5$); *A. caraya*: 43.6% (0-73%; $N = 59$); *A. guariba*: 70% (36-90%; $N = 54$); *A. pigra*: 41.3% (10-92%; $N = 106$); *A. seniculus*: 38.8% (0-87%; $N = 92$) (referencias en Di Fiore y Campbell 2007).

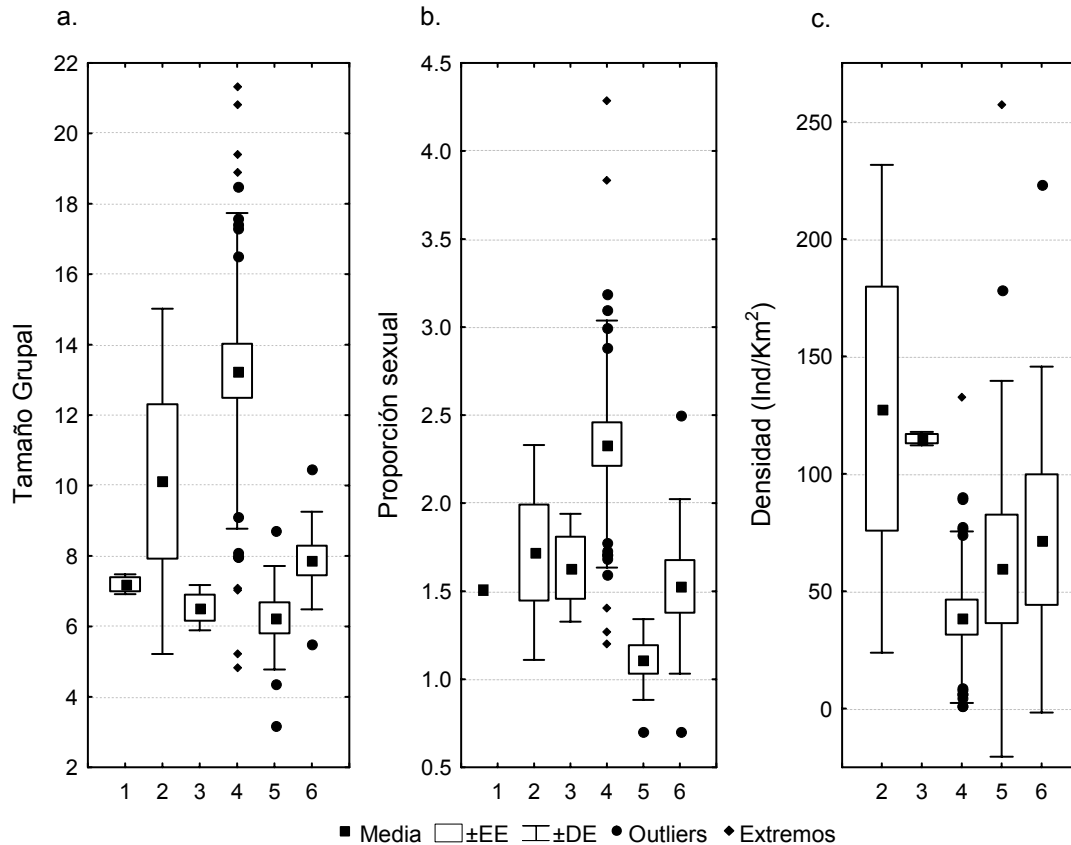


Figura 3.6. Valores medios de tres parámetros demográficos para poblaciones del género *Alouatta*: a. tamaño grupal medio; b. proporción sexual (hembras/machos); c. densidad poblacional (individuos/Km²). 1: *A. belzebul* ($N = 6$ grupos); 2: *A. caraya* ($N = 59$); 3: *A. guariba* ($N = 54$); 4: *A. palliata* ($N = 756$); 5: *A. pigra* ($N = 180$); 6: *A. seniculus* ($N = 160$)³.

Respecto a las densidades demográficas (Figura 3.6c) existe igualmente una importante variación en los valores reportados para diferentes poblaciones de cada especie (especialmente en el caso de *A. caraya*). Es importante notar que en varios estudios se ha encontrado una relación positiva entre densidad demográfica

³ *A. belzebul*: Bonvicino 1989; *A. caraya*: Rumiz 1990, Agoramoorthy y Lohmann 1999, Bravo y Sallenave 2003; *A. guariba*: da Silva 1981, Mendes 1989, Strier *et al.* 2001; *A. palliata*: Baldwin y Baldwin 1976a; Freese 1976; Heltne *et al.* 1976; Milton and Mittermeier 1977; Estrada 1982; Milton 1982; Rodríguez 1985; Fedigan *et al.* 1985; Clarke *et al.* 1986; Fedigan 1986; Chapman 1989; Lippold 1988, 1989; Clarke y Zucker 1994; Stoner 1994; Tomblin y Cranford 1994; Estrada y Coates-Estrada 1996; Milton 1996; Fedigan *et al.* 1998; Charlat *et al.* 2000; Clarke *et al.* 2002; Cristóbal-Azkarate *et al.* 2005; *A. pigra*: Coelho *et al.* 1976, 1977; Bolin 1981; Horwich y Gebhard 1983; González-Kirchner 1998; Ostro *et al.* 2000; Horwich *et al.* 2001; Estrada *et al.* 2002a,b; 2004; Pavelka *et al.* 2003; *A. seniculus*: Neville 1972a, Izawa 1976, Braza *et al.* 1981, Defler 1981, Gaulin y Gaulin 1982, Crockett 1984, Izawa y Nishimura 1988, Rudran y Fernández-Duque 2003.

y grado de perturbación del ambiental (ej. *A. palliata*: Cristóbal-Azcarate *et al.* 2005). Esto parece resultar de la capacidad de adaptación de los monos aulladores a condiciones de fragmentación del hábitat, ya que se han observado poblaciones estables en este tipo de circunstancias (Clarke *et al.* 2002, Bicca-Marques 2003). Sin embargo, algunos estudios han demostrado que la probabilidad de supervivencia a largo plazo de estas poblaciones podrá estar comprometida por el efecto continuado de diversos factores, como la disminución del tamaño y conectividad de los fragmentos, la reducción de la disponibilidad de fuentes de alimento, o el aumento de la incidencia de infestaciones por parásitos (ej. Cristóbal-Azcarate 2003; Mandujano *et al.* 2004, 2005; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2005, 2006; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2005; Cristóbal-Azcarate *et al.* 2005).

La relación general descrita en la introducción de este trabajo entre el número de machos y el número de hembras en grupos de primates también se verifica en los monos aulladores ($r^2 = 0.50$, $p < 0.05$; Figura 3.7); sin embargo, si se analizan separadamente *A. palliata*, la especie que presenta grupos con más machos, y las demás especies de monos aulladores (poliginicas), solamente en el primer caso la relación se mantiene significativa.

Esta diferencia indica que en la especie *A. palliata* el número de machos por grupo depende más estrechamente de variaciones en el número de hembras, un resultado que se discutirá abajo cuando se describan las características de las relaciones sociales en este género.

III.1.4.2. Patrones de dispersión

En los monos aulladores el mecanismo proximal asociado a la emigración natal, es normalmente la agresión dirigida por adultos de ambos sexos a los subadultos con los que no están emparentados (*A. caraya*: Calegare-Marques y Bicca-Marques 1996; *A. palliata*: Glander 1992; *A. pigra*: Brockett *et al.* 2000a; *A.*

seniculus: Crockett 1984, Crockett y Pope 1988), aunque existen algunas observaciones de dispersión asociada a atracción por individuos extragrupales (Calegaro-Marques y Bicca-Marques 1996).

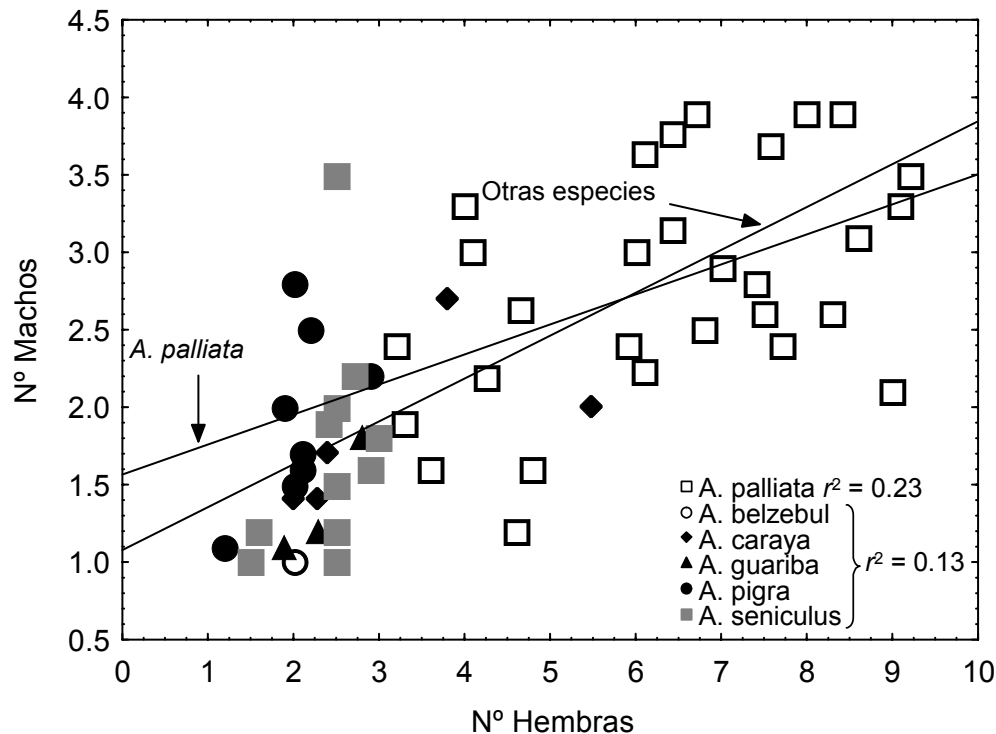


Figura 3.7. La relación entre el número medio de hembras (H) y el número medio de machos (M) por grupo en el género *Alouatta*. $M = 1.560 + 0.1944 \cdot H$ para *A. palliata* ($N = 756$ grupos); $M = 1.062 + 0.278 \cdot H$ para los aulladores polígnicos ($N = 459$) (referencias en Nota de Pie 4).

En este género ambos sexos se dispersan de sus grupos de nacimiento (*A. guariba*: Strier *et al.* 2001; *A. caraya*: Rumiz 1990; Calegaro-Marques y Bicca-Marques 1996; *A. palliata*: Glander 1980, 1992; Estrada 1982; Clarke y Glander 1984; *A. pigra*: Brockett *et al.* 2000a; *A. seniculus*: Crockett 1984; Pope 1992, 2000a,b; Crockett y Pope 1993), y tanto en *A. palliata* como en *A. seniculus* se ha observado que durante la dispersión las hembras recorren mayores distancias y ocupan áreas más extensas que los machos (Glander 1992; Pope 1992, 2000b).

En el caso de *A. palliata*, observaciones longitudinales en la población de HLP han permitido identificar tendencias generales de dispersión para cada sexo (Clarke y Glander 2004). Así, las probabilidades de inmigración (natal o secundaria) de las hembras son mayores en hábitats menos estacionales y cuando en el año anterior los niveles de pluviosidad son normales (no bajos), dos posibles indicadores de disponibilidad de recursos alimenticios. Asimismo, la emigración de las hembras es más frecuente cuando el grupo es invadido por un nuevo macho (un posible indicador de la posibilidad de ocurrencia de infanticidio), una tendencia que también ha sido observada en *A. pigra* (Brockett *et al.* 2000a). Por otro lado, las hembras solamente intentan inmigrar hacia grupos con proporciones macho-hembra inferiores a 1:3. Finalmente, hembras con más edad permanecen en los grupos cuando estos tienen pocas hembras, mientras que las hembras jóvenes permanecen cuando los grupos son mayores. A pesar de estas observaciones, la composición de hembras en los grupos parece ser bastante estable en los monos aulladores (*A. caraya*: Agoramoorthy y Lohmann 1999; *A. pigra*: Brockett *et al.* 2000a; *A. seniculus*: Crockett y Pope 1988, Pope 1992, Agoramoorthy y Rudran 1995).

En el caso de los machos, estos nunca entran en grupos con proporciones sexuales inferiores a 1:5, y se transfieren cuando la proporción sexual de su grupo es $\leq 1:2$ (Clarke y Glander 2002, 2004). De este modo, mientras que en esta población la dispersión de las hembras se relaciona con aspectos ecológicos y sociales, los movimientos de los machos dependen exclusivamente de factores sociodemográficos.

El patrón general de dispersión bisexual de los monos aulladores presenta excepciones. Por ejemplo, en *A. palliata* una pequeña proporción de juveniles permanece en sus grupos de nacimiento (Clarke y Glander 2001). De acuerdo con Clarke y Glander (2001; *cf.* Glander 1992) la expulsión activa de los subadultos por individuos no emparentados se relaciona con el grado de competición por los

recursos entre las progenitoras; cuando éstas están ausentes (por muerte o emigración secundaria) los subadultos parecen tener mayores probabilidades de optar por la residencia. También, algunas observaciones sugieren que en esta especie la primera cría macho nacida durante el periodo de tenencia de un nuevo macho alfa podrá permanecer en el grupo de nacimiento, y que por veces los machos se dispersan hacia grupos en que residen parientes (Glander 1992, Clarke obser. pers. en Clarke *et al.* 1994).

En el caso de *A. seniculus*, la emergencia de filopatria de las hembras parece estar asociada a las historias de los grupos y a aspectos demográficos (Pope 1990, 1998, 2000a,b; Crockett y Pope 1993; Crockett y Janson 2000; Crockett 2003). En poblaciones con bajas densidades, las posibilidades de formación de nuevos grupos son altas, y las hembras se dispersan siempre de sus grupos de nacimiento (Crockett 1984, Pope 1998). En estas circunstancias los grupos integran hembras no emparentadas que colaboran para impedir la inmigración de nuevas hembras (Crockett y Pope 1993). Sin embargo, a medida que los grupos crecen (y/o la densidad aumenta) las hembras de esta coalición inicial compiten directamente entre sí para limitar la membresía del grupo a sus hijas. Como resultado de esta competición entre matrilineas, el grado de parentesco entre las hembras grupales aumenta, y solamente las hijas de una de las hembras de la coalición inicial logran permanecer en su grupo de nacimiento y heredar el territorio (Pope 1998, 2000b). En esta especie los patrones de dispersión de los machos se relacionan igualmente con los factores mencionados antes. Así, en poblaciones con bajas densidades los machos normalmente se unen a hembras solitarias para formar nuevos grupos, y los machos subadultos abandonan su grupo de nacimiento para formar nuevos grupos o invadir grupos existentes. A medida que la población crece (disminuyendo así el territorio disponible) estas unidades unimacho se van transformando en grupos multimacho, por veces a través de la permanencia de los hijos del macho dominante en el grupo. En estas nuevas circunstancias las posibilidades de emigración de machos solitarios son

muy bajas, por lo que la formación de coaliciones es un prerequisite para la invasión de los grupos. Estas coaliciones son por veces constituidas por machos emparentados que se dispersan paralelamente de su grupo de nacimiento (Crockett y Sekulic 1984; Pope 1990, 1998, 2000b). De igual modo, la dispersión paralela (*A. palliata*: Glander 1992; *A. pigra*: Horwich *et al.* 2000; Kitchen 2000, 2004, Kitchen *et al.* 2004), invasión de grupos por coaliciones de machos emparentados, y la permanencia de los hijos del macho alfa en el grupo de nacimiento han sido observadas en otras especies (*A. pigra*: Horwich *et al.* 2000; Kitchen 2000, 2004).

Es importante destacar que en *A. palliata* la dispersión sistemática de las hembras solamente ha sido reportada para la población de HLP (Jones 1980a, b; Glander 1980, 1992; Clarke y Glander 1984, 2001, 2002). En censos extensivos realizados en Los Tuxtlas (Estrada 1982, Estrada y Coates-Estrada 1996, Cristóbal-Azcarate 2003), St. Rosa (Fedigan *et al.* 1998), y IBC (Carpenter 1965, K. Milton *com. pers.* 2006) se observaron en muy pocas ocasiones a hembras solitarias.

En este género las inmigraciones están asociadas a la ocurrencia de agonismo de alta intensidad (*A. caraya*: Calegaro-Marques y Bicca-Marques 1996; *A. palliata*: Jones 1980b, Clarke y Glander 1984, Glander 1992, DeGusta y Milton 1998, Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004; *A. pigra*: Brockett *et al.* 2000a; *A. seniculus*: Rudran 1979, Crockett 1984, Crockett y Sekulic 1984, Crockett y Pope 1988, Crockett y Janson 2000, Pope 2000b), y en *A. seniculus* y *A. palliata* se ha demostrado que estos episodios resultan en lesiones físicas o incluso en la muerte de los individuos, tanto inmigrantes como residentes (*A. palliata*: De Gusta y Milton 1998, Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004; *A. seniculus*: Crockett y Pope 1988).

En todas las especies de *Alouatta* las hembras inmigrantes enfrentan gran resistencia por parte de las hembras residentes, y en el caso de las poblaciones

de *A. seniculus* que se aproximan a la capacidad de carga del hábitat, la entrada en grupos existentes es muy infrecuente (Crockett y Pope 1988, Crockett y Janson 2000, Pope 2000b). También, en *A. pigra* se ha observado que en el periodo post-inmigración las nuevas hembras expulsan por veces a las residentes (Brockett *et al.* 2000a). Sin embargo, las dificultades de inmigración de las hembras parecen variar entre *A. palliata* y *A. seniculus*; en la comparación de patologías esqueléticas entre poblaciones de ambas especies se encuentra una mayor incidencia de traumatismos en las hembras *A. seniculus* (Crockett y Pope 1988, DeGusta y Milton 1998). DeGusta y Milton (1998) sugieren que estas diferencias se podrán deber a bajas frecuencias de emigración en su población de estudio (IBC). El escenario para los machos inmigrantes es similar, la única diferencia es que la incidencia de lesiones físicas es más alta en machos *A. palliata* que en hembras (DeGusta y Milton 1998, Cristóbal-Azkarate 2004).

III.1.5. Patrones de interacción social

Los monos aulladores presentan bajas tasas de interacción social, tanto afiliativas como agonísticas (Crockett y Eisenberg 1987). Esta tendencia ha sido relacionada con dos principales aspectos. Por un lado, y considerando que en este género la dispersión de ambos sexos es relativamente común, la ausencia de vínculos de parentesco entre los individuos condicionará el establecimiento de relaciones afiliativas (Jones 2000); por otro lado, el tipo de dieta y ausencia de especializaciones digestivas para la degradación eficiente de materia vegetal de bajo contenido energético, limitará la posibilidad de inversión de energía en actividades sociales (Milton 1980, 1998; Crockett y Eisenberg 1987). En los próximos apartados se revisará la información disponible en cuanto a los patrones de interacción social de hembras y machos en el género *Alouatta*. Es importante notar que existen actualmente muy pocos trabajos que se hayan dedicado al estudio de las relaciones sociales en los monos aulladores; por este motivo, los aspectos que se discuten a continuación se centrarán principalmente en las dos especies más estudiadas, *A. palliata* y *A. seniculus*.

III.1.5.1. Interacciones entre hembras

Los patrones de interacciones sociales entre hembras son marcadamente distintos entre *A. palliata* y *A. seniculus*, lo que se podrá relacionar con varios factores. Al contrario de lo que se verifica en *A. seniculus*, en la población de *A. palliata* más estudiada (HLP) las hembras no forman alianzas cooperativas, ni se reúnen en matrilineas (Glander 1992, Sánchez-Villagra *et al.* 1998, Zucker y Clarke 1998). En este lugar la entrada de hembras en los grupos es frecuente y, como para adquirir la residencia éstas deben adquirir el estatuto alfa (Jones 1980a, Glander 1992), los cambios en las relaciones de dominancia son frecuentes (Zucker y Clarke 1998). Se ha defendido que esta asociación entre inmigración y rango resultará en una relación negativa entre rango y edad (HLP: Jones 1980a, Clarke y Glander 1984, Zucker y Clarke 1998), pero si se tienen en cuenta los datos más recientes en cuanto a los patrones de transferencia secundaria de la población de HLP (Clarke y Glander 2002, 2004; *cf.* Apartado III.1.4.2), esta tendencia no será tan generalizada. Sin embargo, y en contraste con *A. palliata*, no se distingue la existencia de jerarquías de dominancia entre hembras en *A. seniculus* (Sánchez-Villagra *et al.* 1998).

Así, y recordando los aspectos discutidos anteriormente en cuanto a la dinámica poblacional de *A. seniculus* (Apartado III.1.4.2), mientras que en *A. palliata* la competición reproductiva se establece primordialmente entre las hembras residentes, en grupos estables de *A. seniculus*, las hembras forman alianzas cooperativas para la prevención de la entrada de nuevas hembras y expulsión de hembras no emparentadas. En estas circunstancias, la competición reproductiva se establece primordialmente entre grupos y entre matrilineas. Ya que por veces las madres intervienen en apoyo a sus hijas cuando estas son atacadas por otras hembras (Crockett 1984, Crockett y Pope 1993), el resultado de esta competición podrá representar la expresión de relaciones de dominancia que en otros momentos no se manifiestan.

Estas diferencias se reflejan en los patrones de interacción social. Por ejemplo, las tasas de acicalamiento en que las hembras participan son más altas en *A. seniculus* (Bush Bush, Trinidad: 0.1/h, Neville 1972b; Hato Masaguaral, Venezuela: 0.36/h, Neville 1972b; Hato Frío, Venezuela: 0.98/h, Sánchez-Villagra *et al.* 1998) que en *A. palliata* (IBC: 0.01/h, Bernstein 1964; HLP: 0.04/h, Jones 1979). En este aspecto, *A. guariba* y *A. caraya* presentan tendencias similares a las de *A. seniculus* (*A. guariba*: Floresta Atlántica, Brasil, 0.31/h, Mendes 1989; Reserva S. Genebra, Brasil: 0.4/h, Chiarello 1995; *A. caraya*: cautiverio, 0.25/h, Jones 1983). Curiosamente, en *A. pigra*, una especie que parece tener una organización social similar a la de *A. seniculus*, las hembras presentan valores de acicalamiento de la magnitud de los observados en *A. palliata* (Baboon Sanctuary, Belice: 0.05/h, Brockett *et al.* 2000b).

En la población de *A. pigra* referida nunca se observó acicalamiento entre hembras y estas acicalaron muy poco a los machos (0.003/h). Esto contrasta significativamente con lo observado en *A. seniculus*, *A. guariba* y *A. palliata*, en que las hembras son los emisores más frecuentes de esta conducta. Sin embargo, en *A. seniculus* no existen diferencias entre sexos en la cantidad de acicalamiento recibido (Neville 1972b, Sánchez-Villagra *et al.* 1998), en *A. guariba* las hembras emiten más acicalamiento hacia los machos que hacia otras hembras (Cantareira, Brasil: de Oliveira y Ades 1998), y en *A. palliata* estas se acicalan más entre si que con otras clases de sexo y edad (Kovacovsky 2002). A pesar de lo anterior, *A. pigra*, *A. seniculus*, y *A. palliata* parecen convergir en la utilización del acicalamiento como mecanismo de mediación estratégica de las relaciones sociales. Por ejemplo, en *A. seniculus* las hembras jóvenes son las que más acicalan a otras hembras, lo que podrá beneficiar el establecimiento y refuerzo de las relaciones sociales con el objetivo de evitar la expulsión (Sánchez-Villagra *et al.* 1998). Por otro lado, los machos acicalan más a las hembras en contexto sexual (antes de las cópulas) (Braza 1980, Sánchez-Villagra *et al.* 1998), una tendencia similar a la observada en *A. pigra*, en que los machos y los juveniles son

los emisores más frecuentes de esta conducta y casi siempre la dirigen a las hembras (Brockett *et al.* 2000b). En *A. palliata* las frecuencias de afiliación aumentan durante conflictos intergrupales, un contexto en el que el refuerzo de los vínculos entre las hembras grupales podrá beneficiar la defensa de los recursos.

A pesar de la variación referida, al nivel de la afiliación espacial las hembras de las diferentes especies de monos aulladores presentan un patrón similar de mayor cercanía entre si que a los machos (*A. caraya*: ; *A. guariba*: de Oliveira y Ades 1998; *A. palliata*: Zucker y Clarke 1998, Kovacovsky 2002; *A. pigra*: Treves y Baguma 2002, Corewyn 2005; *A. seniculus*: Sekulic 1983, Rumiz 1992). Dos posibles factores podrán explicar esta convergencia: la atracción hacia individuos inmaduros dependientes (Sekulic 1983, Zucker y Clarke 1998); la probabilidad de ocurrencia de infanticidio. El último aspecto será discutido en el Apartado III.2.2.

III.1.5.2. Interacciones entre machos

Si la información en cuanto a los patrones de interacción social entre los monos aulladores es escasa, en el caso de la conducta de los machos, ésta es casi inexistente. Aunque existen varios trabajos en que se han elaborado descripciones cualitativas de la conducta de los machos (ej. *A. caraya*: Kowalewski *et al.* 1995; *A. palliata*: Carpenter 1934, 1965; Altmann 1959; Bernstein 1964; Smith 1977; Young 1981, 1983; Méndez-Carvajal *et al.* 2005; *A. seniculus*: Klein 1974; Crockett y Pope 1993), solamente existen tres trabajos publicados basados en observaciones sistemáticas, todos realizados con la especie *A. palliata*. De estos, dos se llevaron a cabo en HLP (Jones 1980a, Zucker y Clarke 1986) y uno en IBC (Wang y Milton 2003). Respecto a la especie *A. seniculus*, aunque no se han realizado trabajos específicamente dedicados a la conducta social, se dispone de información en cuanto a las consecuencias reproductivas de diferentes estrategias sociales y su relación con la formación de coaliciones, patrones migratorios, e infanticidio (Crockett y Sekulic 1984; Crockett y Pope 1988, 1993; Pope 1990, 1998; Crockett y Janson 2000).

La afiliación entre machos es poco común en los monos aulladores; formas de interacción directa como el acicalamiento, el contacto o el juego social, son muy infrecuentes (Neville 1972b, Zucker y Clarke 1986, Crockett y Pope 1993, Wang y Milton 2003). En los monos aulladores de manto una conducta de tipo ritual, la ceremonia de saludo (Glander 1980), ha sido descrita como esencialmente afiliativa, y ya que los machos normalmente interactúan poco, se ha asumido que ésta tendrá funciones de refuerzo de las relaciones sociales (Zucker y Clarke 1986, Wang y Milton 2003). Las tasas de saludo observadas en HLP (0.02/h) son similares a las de IBC (0.022/h). Sin embargo, al contrario de lo observado en IBC (Wang y Milton 2003), en HLP los machos dominantes inician más frecuentemente esta conducta (Glander 1975, Zucker y Clarke 1986).

Sin embargo, a otros niveles se detecta un importante grado de cooperación entre los machos residentes en los grupos de *Alouatta*. Por un lado, la colaboración en la emisión de vocalizaciones de largo alcance es una característica común a todas las especies de monos aulladores (*A. belzebul*: Bonvicino 1989; *A. caraya*: Thorington *et al.* 1984; *A. palliata*: Baldwin y Baldwin 1976b; Whitehead 1987, 1989; Wang y Milton 2003; *A. pigra*: Cornick y Marrowitz 2002; Kitchen 2004, Kitchen *et al.* 2004, 2006; *A. seniculus*: Sekulic 1982a, b; Sekulic y Chivers 1986). Varias hipótesis se han propuesto para las funciones de estas vocalizaciones, pero la de regulación de las relaciones espaciales entre grupos y control del acceso a recursos parece ser la que más soporte recibe (ej. *A. guariba*: Aguiar *et al.* 2003; *A. palliata*: Whitehead 1987; *A. seniculus*: Sekulic 1982a, Sekulic y Chivers 1986).

En estudios recientes se ha demostrado que en *A. pigra* la participación de los machos subordinados en los coros responde a un conjunto de factores condicionales que dependen del historial de las relaciones sociales dentro de los grupos (Kitchen 2000, 2004, Kitchen *et al.* 2004, 2006). Los machos subordinados apoyan a los alfa con mayor frecuencia cuando existen inmaduros en los grupos,

pero esta tendencia solamente se verifica en los grupos en que dominantes y subordinados mantienen vínculos sociales fuertes. Este es el caso de coaliciones de machos que invaden conjuntamente un grupo, o de subordinados que permanecen en su grupo de nacimiento. De manera similar a la observada en *A. seniculus* (Pope 1990, 1998), estos machos serán con gran probabilidad parientes (hermanos o hijos del macho alfa), y su participación en las vocalizaciones podrá reflejar las ventajas de la eficacia inclusiva, o incluso concesiones reproductivas por parte de los alfas. En contraste, en grupos en que los machos subordinados son machos alfa depuestos o hijos de machos alfa depuestos, los niveles de cooperación en las vocalizaciones son mucho menores. Esta información destaca la importancia de las historias de vida de los individuos y de los grupos para la comprensión de la conducta social de los machos.

Por otro lado, los machos colaboran en la evitación de la inmigración de nuevos machos (*A. palliata*: Glander 1992; *A. seniculus*: Pope 1990, 1998). Sin embargo, y sobre todo en los casos en que los machos grupales no estén emparentados, esta cooperación podrá basarse en objetivos individuales, ya que la entrada de nuevos machos podrá resultar en la pérdida de oportunidades reproductivas para todos los machos residentes (cf. Apartado III.2.4).

En cuanto a las interacciones agonísticas, la manifestación de agonismo de alta intensidad parece limitarse a momentos de inestabilidad grupal, como en el caso de las migraciones o de cambios en las relaciones de estatus entre los machos residentes. Respecto a las migraciones, el contexto más común, los machos dirigen de manera sistemática conductas agresivas hacia machos jóvenes, lo que resulta casi siempre en la salida de estos de los grupos (*A. palliata*: Clarke y Glander 1984, Glander 1992, DeGusta y Milton 1998; *A. seniculus*: Crockett y Pope 1988, Rumiz 1990). También, los machos residentes enfrentan intensamente a cualquier macho que intente inmigrar, resultando comúnmente estos conflictos en lesiones físicas o en la muerte de los

participantes (*A. palliata*: Glander 1992, DeGusta y Milton 1998, Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004; *A. seniculus*: Crockett y Pope 1988). Los cambios en las relaciones de estatus dentro de grupos estables de monos aulladores son menos frecuentes, pero pueden igualmente resultar en aumentos en las conductas agonísticas (*A. palliata*: Clarke *et al.* 1994).

En otros momentos las interacciones agonísticas entre machos en los monos aulladores son infrecuentes, tomando normalmente la forma de evitación espacial o amenazas (Zucker y Clarke 1986, Crockett y Eisenberg 1987, Wang y Milton 2003). En los estudios en que se reportan tasas de interacciones agonísticas por macho, todos realizados con la especie *A. palliata*, en HLP (0.038/h: Jones 1980a; 0.049/h: Zucker y Clarke 1986) éstas fueron más altas que en la IBC (0.018/h: Wang y Milton 2003). En esta especie se ha observado igualmente una relación negativa entre rango y edad de los machos (HLP: Jones 1980a, Clarke y Glander 1984, Zucker y Clarke 1998; IBC: Carpenter 1965).

III.2. La organización social de los monos aulladores

III.2.1. Hembras y recursos ecológicos

Como se comentó en el Apartado I.2, el paradigma predominante en el estudio de la evolución de las relaciones sociales en primates, el modelo socioecológico, asume que los factores ecológicos condicionan directamente las estrategias sociales de las hembras. De acuerdo con las diferentes versiones de este modelo, el tipo de dieta, las características de los recursos tróficos, aspectos poblacionales y la presión predatoria y del infanticidio condicionan la evolución de patrones organizativos específicos; estos permitirán agrupar a las diferentes especies de primates en categorías conspicuas.

Sin embargo, la clasificación de algunas especies en las categorías propuestas ha resultado difícil (Sterck *et al.* 1997, Isbell y Young 2002, Isbell 2004). En este sentido, la organización social de los monos aulladores y, en particular, las relaciones sociales de las hembras, han representado un desafío en términos clasificatorios. Por ejemplo, Wrangham (1980), basándose en la dispersión natal típica de los machos y en la existencia de jerarquías de dominancia entre las hembras clasificó a *A. palliata* como una especie de hembras vinculadas. En contraste, Sterck *et al.* (1997) clasificaron a *A. palliata* y *A. seniculus* como grupos de hembras dispersas-igualitarias, ya que en estas especies también las hembras se dispersan de sus grupos de nacimiento y las relaciones jerárquicas, aunque se puedan expresar, no se basan en señales formales de dominancia.

Estas dificultades de clasificación parten de un conjunto de asunciones establecidas *a priori* en los modelos que no son aplicables a todas las especies de primates, y en algunos casos son incluso incorrectas. Una de ellas considera que las especies que mantienen una dieta basada en ítems de baja calidad o gran abundancia no deberán competir por alimento. En el caso de los folívoros, ya que se asumió que las fuentes de alimento serán abundantes y tendrán una dispersión homogénea, se predijo que la competición intragrupal por alimento debería ser

indirecta o incluso inexistente (Clutton-Brock y Harvey 1977, Wrangham 1980, van Schaik y van Hooff 1983, van Schaik 1989, Isbell 1991, Janson y Goldsmith 1995, Sterck *et al.* 1997, Steenbeek y van Schaik 2001, Isbell y Young 2002). De este modo, ya que la dieta de *Alouatta* es predominantemente folívora (Apartado III.1.2), la existencia de jerarquías de dominancia y la dispersión forzada de las hembras, no corresponden al régimen de competición esperado para una especie folívora.

Sin embargo, trabajos recientes indican que la competición por alimento puede ocurrir también en los folívoros (ej. *Ptilocolobus tephrosceles*: Korstjens *et al.* 2002, Snaith y Chapman 2005; *Procolobus badius*: Gillespie y Chapman 2001; *Semnopithecus entellus*: Koenig 2000). También, y como se ha visto en el Apartado III.1.4.2, la coresidencia de hembras emparentadas es relativamente común en los aulladores, y su frecuencia parece relacionarse con las características demográficas de las poblaciones. Esta filopatria facultativa podrá explicar, en el caso de las hembras *A. seniculus*, la fuerte competición por la residencia y evitación de la inmigración de nuevas hembras.

El estudio de la socioecología de las hembras *Alouatta* ha sufrido importantes avances a partir de los trabajos de Crockett y colaboradores (Crockett y Janson 2000, Crockett 2003). Estos avances se asocian a la consideración del infanticidio como factor fundamental para la comprensión de organización social de este género.

III.2.2. Infanticidio y organización social en *Alouatta*

El infanticidio cometido por machos ha sido observado en todas las especies de monos aulladores estudiadas hasta el momento (revisión en Crockett 2003, *A. pigra*: Knopff *et al.* 2004). En este género el infanticidio presenta los siguientes patrones generales: ocurre durante invasiones de los grupos o cuando se dan cambios en las relaciones de estatus de los machos residentes; el macho

infanticida es dominante en el momento del infanticidio; ocurre en el periodo de un mes a partir de la entrada de nuevos machos en los grupos; el intervalo entre nacimientos es más corto después del infanticidio. Con base en estas características, y en la revisión de un conjunto de hipótesis alternativas, Crockett (2003) demostró que el infanticidio es una estrategia reproductiva de los *Alouatta* machos.

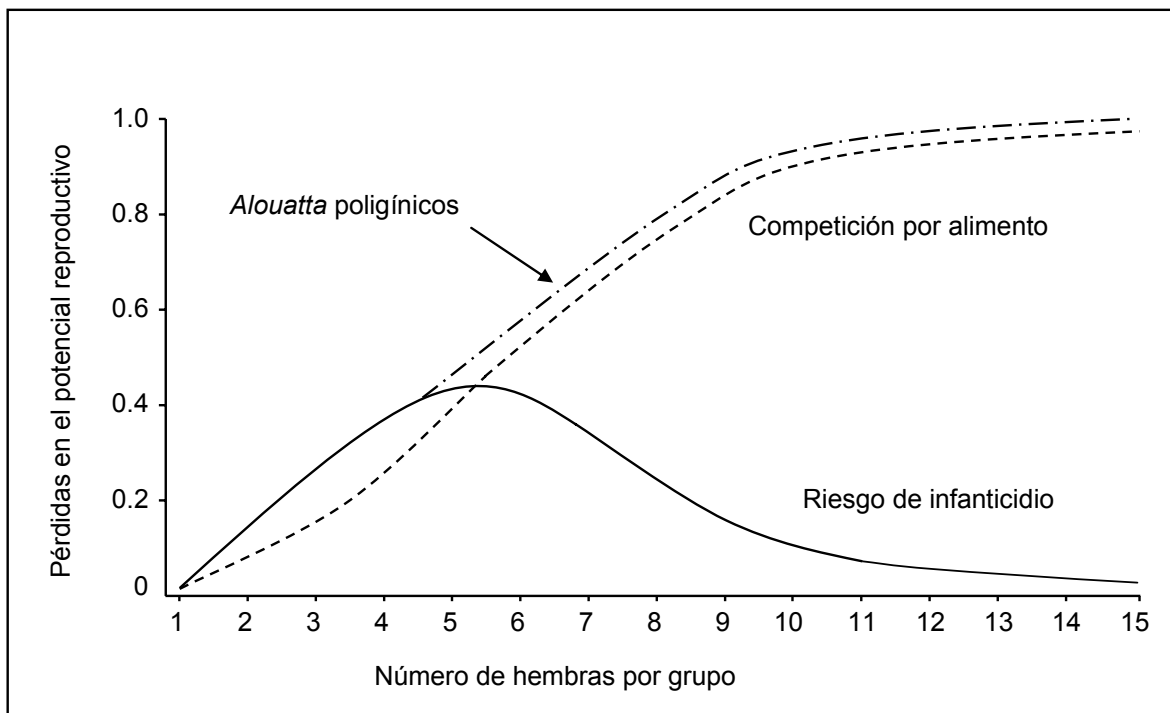


Figura 3.8. Modelo predictivo de los costos reproductivos asociados al aumento del número de hembras por grupo en respuesta al nivel de competición por alimentos (línea punteada) y riesgo de infanticidio (línea continua). Se representa igualmente una hipotética curva de costo del infanticidio para las especies poliginicas de monos aulladores (modificado de Crockett y Janson 2000).

El infanticidio implica pérdidas importantes para el éxito reproductivo de las hembras (Apartado II.3.3.2). Así, y considerando la alta prevalencia de este fenómeno entre los monos aulladores, el infanticidio tendrá implicaciones directas sobre las estrategias sociales y reproductivas de las hembras. Crockett y Janson

(2000) propusieron un modelo general para explicar la relación entre el número de hembras por grupo, la competición por alimento y el riesgo de infanticidio. Este modelo plantea que a medida que el número de hembras por grupo aumenta, los costos asociados al riesgo de infanticidio serán más altos que los resultantes de la competición por alimento. Sin embargo, a partir de un cierto tamaño grupal la competición por alimento tendrá costos más altos que el infanticidio, ya que los grupos mayores resistirán más eficazmente a los intentos de invasión; asimismo, en grupos con más machos, los efectos de la confusión de la paternidad disminuirán la probabilidad de infanticidio (Figura 3.8). En aquellas especies en que la competición por alimento obliga a la formación de grupos con un tamaño inferior al necesario para disminuir el riesgo de infanticidio, las hembras competirán intensamente para mantener los grupos pequeños (i.e. menos atractivos para los machos).

El caso de las especies poligínicas de monos de monos aulladores (*cf.* Apartado III.1.3.1) es distinto. En estas especies el número de hembras por grupo es normalmente bajo (≤ 4 hembras por grupo, Crockett y Eisenberg 1987), y aunque la tasa de infanticidio asociado a invasiones por nuevos machos disminuye en grupos mayores, sigue aumentando a causa de reestructuraciones en las relaciones de estatus de los machos residentes (Figura 3.8). Por otro lado, no existen evidencias de que la pérdida de potencial reproductivo de las hembras sea más alta en grupos mayores por efecto de una mayor competencia por alimento (Crockett y Janson 2000), aunque esta hipótesis no ha sido comprobada directamente. Así, el tamaño grupal óptimo para las hembras de estas especies resulta del compromiso entre: el número mínimo de hembras que asegura la permanencia de los machos en los grupos; el número mínimo de machos por grupo, suficiente para resistir a los intentos de invasión de otros machos; y el número mínimo de machos por grupo, que minimice la frecuencia de cambios en sus relaciones de estatus. Esta relación explica la competición intensa entre las hembras de estas especies por la residencia y la tendencia hacia el desarrollo de

matrilíneas en grupos maduros (Apartados III.1.4.2 y III.1.5.1). De este modo, y considerando la clasificación de los regímenes competitivos propuestas por el modelo socioecológico (Sterck *et al.* 1997), estos grupos corresponderían a un sistema de hembras residentes-nepotistas-tolerantes.

III.2.3. Saturación del hábitat y organización social en *Alouatta*

En *A. palliata* el escenario diverge del de las especies poliginicas. En esta especie los grupos son mayores, las hembras inmigran más frecuentemente hacia grupos existentes, y se transfieren entre grupos a lo largo de sus carreras reproductivas. El infanticidio parece igualmente condicionar las tendencias de agrupamiento de las hembras, ya que estas inmigran hacia grupos con proporciones sexuales más bajas – grupos menos atractivos para machos inmigrantes –, y emigran cuando los grupos son invadidos. Sin embargo, en esta especie, el mayor tamaño grupal y el sistema de apareamiento poliginandrico resultan en una mayor probabilidad de confusión de la paternidad, por lo que las hembras disponen de otros mecanismos de evitación del infanticidio.

Así, y considerando que en *A. palliata* los patrones migratorios de las hembras también varían de acuerdo con factores ecológicos (pluviosidad y tipo de hábitat, Apartado III.1.4.2), es posible que en *A. palliata* la competición por alimento sea el factor más importante para la estructuración de las relaciones sociales entre hembras. Los costos del agrupamiento corresponderían al modelo general descrito en la Figura 3.8. Esta propuesta es asimismo apoyada por tres líneas de evidencia adicionales: en esta especie el patrón de fisión-fusión de grupos ha sido observado en varias poblaciones, un sistema que permite ajustar el número de individuos que explota las fuentes de alimento (ej. Carpenter 1965; Chivers 1969; Mittermeier 1973; Leighton y Leighton 1982; Chapman 1987, 1988, 1990; Goldsmith y Winkler 1999, Winkler 2000, Bezanson *et al.* 2003, Dias y Rodríguez-Luna 2003, 2005, 2006); la probabilidad de supervivencia de las crías se correlaciona positivamente con el rango de las progenitoras (Glander 1992); ya

que no se han documentado diferencias en el grado de presión predatoria entre *A. palliata* y las demás especies de monos aulladores, el mayor tamaño grupal en la primera especie podría corresponder a la necesidad de defender mayores áreas de aprovisionamiento, i.e., competición intergrupala intensa.

Sin embargo, aunque las hembras presentan relaciones de dominancia, tal como sería esperado en una situación de competición por alimento, estas son muy inestables y no se han observado señales formales de subordinación. Estos indicadores conductuales, en conjunto con la dispersión sistemática de las hembras, contradicen las predicciones generales del modelo socioecológico, y cuestionan la hipótesis propuesta anteriormente.

Esta contradicción aparente podrá ser explicada por diferencias en las condiciones ecológicas en que viven las poblaciones de esta especie que han sido estudiadas. Los patrones de dispersión descritos a lo largo de este capítulo para la especie *A. palliata* provienen de una sola población, HLP; en otros lugares la dispersión de las hembras ha sido raramente observada (cf. Apartado III.1.4.2), y estas presentan menos lesiones físicas que los machos. HLP es un rancho ganadero en el que la vegetación original ha sufrido un importante grado perturbación desde hace varias décadas (cf. Tabla II). Así, en este lugar la dispersión de las hembras podrá deberse a las restricciones ecológicas que resultan de la saturación del hábitat.

La asunción de una condición ancestral de permanencia de las hembras en los grupos de nacimiento en *A. palliata* (inferida por la ausencia de dispersión y menos lesiones en otros lugares), explicaría la existencia de relaciones jerárquicas en una especie en que el establecimiento de grupos grandes podrá resultar en competición por alimento. Las observaciones conductuales realizadas en HLP (las únicas disponibles en este momento) reflejarían así una situación de desequilibrio evolutivo asociado a la fragmentación del hábitat (Sterck *et al.* 1997; cf. van Schaik

y Kappeler 1996). Por otro lado, la presencia de un repertorio conductual poco desarrollado y bajas tasas de interacción, se podrán deber a las restricciones energéticas asociadas al tipo de dieta y fisiología digestiva de esta especie (Apartado III.1.2), aspectos comunes a todas las especies de monos aulladores.

Esta hipótesis queda por ser demostrada y su base empírica actual es extremadamente escasa; sin embargo, constituye un marco inicial para la integración de los patrones observados en las relaciones sociales de las hembras *A. palliata*.

III.2.4. Estrategias sociosexuales de machos *Alouatta*

Las consecuencias de las diferencias entre los sistemas de apareamiento de *A. palliata* y las especies poliginicas de monos aulladores son evidentes a varios niveles.

III.2.4.1. Nivel de competición y dimorfismo sexual

Estas diferencias se reflejan en el grado de dimorfismo sexual. *A. palliata* es dentro de este género una de las especies con menor dimorfismo sexual en tamaño corporal (Figura 3.2), confirmando la predicción general entre los primates de relación positiva entre potencial de monopolización y dimorfismo corporal (Apartado II.3.2). Sin embargo, *A. seniculus*, una especie en que el sesgo reproductivo es muy alto, presenta menor dimorfismo corporal que *A. palliata*. Ya que esta tendencia se invierte en el caso del dimorfismo en tamaño de los caninos, es probable que en el género *Alouatta* este indicador sea el más adecuado para evaluar la expresión de la competición intrasexual entre machos. Esta relación fue demostrada en una amplia muestra de especies de primates por Thorén *et al.* (2006), que defendieron que los caninos tienen un mayor valor como armas que el peso corporal.

III.2.4.2. Nivel de competición y acceso a la reproducción

También a nivel de la relación entre rango y acceso a las hembras receptivas parecen existir diferencias entre *A. palliata* y *A. seniculus*, ajustándose estas a los sistemas de apareamiento de cada especie.

En algunas poblaciones de *A. palliata*, los machos dominantes tienen un acceso preferencial a las hembras receptivas, y son los únicos que vigilan las hembras y copulan dentro de los grupos (Glander 1980, 1992; Jones 1980a, 1985; Clarke 1981; Clarke y Glander 1984). Sin embargo, estos consorcios están sujetos a interferencias frecuentes por parte de otros machos, y en algunos casos los machos dominantes son obligados a ceder el acceso a la hembra (Jones 1995). Asimismo, los machos subordinados emplean varias tácticas furtivas para copular con las hembras. Estas observaciones concuerdan con el bajo sesgo reproductivo presente en esta especie. En *A. seniculus* los machos dominantes monopolizan de manera exclusiva a las hembras en estro. En esta especie las hembras solamente no se aparean con los machos dominantes cuando la probabilidad de que estos sean sus parientes (padre o hermanos) es alta (Agoramoorthy y Hsu 2000). En estos casos las hembras copulan con machos dominantes de grupos vecinos. Esta tendencia comprueba los altos costos de la emigración, ya que las hembras permanecen en sus grupos aunque el riesgo de endogamia sea alto, y podrá además representar una estrategia de evitación del infanticidio, ya que las hembras pueden así promover la confusión de la paternidad entre los machos de grupos adyacentes.

III.2.4.3. Grado de monopolización y sesgo reproductivo

Las diferencias entre las estrategias reproductivas de los machos *A. palliata* y *A. seniculus* corresponden a las predicciones del modelo de prioridad-de-acceso (Apartado II.3.4.1).

En contraste con *A. seniculus*, en *A. palliata* grupos mayores, un mayor número de machos por grupo, y una mayor sincronización de los estros de las hembras (Nunn 1999a) disminuyen la capacidad de monopolización de los machos. En el reparto de la reproducción entre los machos que resulta de esas diferencias, mientras que en *A. palliata* el bajo sesgo reproductivo que se ha observado apoya el modelo de control parcial, la concentración absoluta de los machos alfa en *A. seniculus* corresponde a un sistema transaccional de concesiones (Apartado II.3.4.2). El ajuste del sistema de *A. seniculus* al modelo transaccional es además apoyado por la alta incidencia de coresidencia de machos emparentados, ya que en estas circunstancias se espera que el sesgo reproductivo sea más alto – los incentivos de permanencia para los subordinados tomarán la forma de eficacia inclusiva (Apartado II.3.4.2).

III.2.4.4. Sesgo reproductivo y carreras reproductivas

Estas diferencias en el grado de sesgo reproductivo se relacionan también con diferentes trayectorias de vida de los machos. En *A. palliata* los machos se dispersan de sus grupos de nacimiento a los dos años e inmigran a los cinco años, empezando a reproducirse en ese momento; el periodo de tenencia de un grupo para los machos alfa es de aproximadamente cuatro años (Glander 1992). En *A. seniculus* los machos se dispersan entre los cuatro y seis años, integrándose poco después en un grupo; la edad a la que estos se reproducen por primera vez varía entre los seis y ocho años (Crockett y Pope 1993). En esta especie la tenencia de los grupos dura de cinco a siete años (Crockett y Sekulic 1984), o de dos a ocho años, en la comparación entre coaliciones de machos no emparentados y emparentados, respectivamente (Pope 1990). En *A. pigra* la edad de la primera emigración de los machos es igualmente superior, nueve años, y la tenencia mínima de los machos alfa excede los cuatro años (Kitchen 2000).

Así, los machos *A. palliata* empiezan su vida reproductiva antes que *A. seniculus* y *A. pigra*, pero la duración de la tenencia de los machos alfa es

igualmente inferior. Esto se relacionará con diferencias en el balance entre costos y beneficios del rango entre especies. Dado el alto grado de sesgo reproductivo en *A. seniculus*, los beneficios reproductivos de la dominancia son muy superiores, principalmente cuando se establecen coaliciones entre machos emparentados. De este modo, los machos parecen esperar más tiempo en sus grupos de nacimiento antes de dispersarse, una posibilidad facilitada por las ventajas del apoyo de los hijos a sus padres en la defensa de los grupos. También, ya que el tamaño grupal es reducido y los intervalos entre nacimientos son escalonados, los machos tendrán muchas veces que aguardar en su grupo de nacimiento hasta que potenciales aliados estén disponibles (Pope 1990). Así, en esta especie la cooperación entre machos parece ser fundamental para la maximización del éxito reproductivo, y los beneficios de la eficacia inclusiva serán muy altos, ya que los machos tienen pocas posibilidades de asegurar aisladamente el acceso a la reproducción. Además, en coaliciones de machos emparentados los cambios de estatus no resultan en la expulsión de los nuevos subordinados (Pope 1990). Observaciones cualitativas en *A. pigra* sugieren la existencia de patrones similares a los descritos para *A. seniculus* (Kitchen 2000).

Para los machos *A. palliata* las circunstancias son distintas. La emigración es siempre forzada y se da a una edad menor, una tendencia esperable por la presencia de más machos en los grupos, por el consecuente efecto de la confusión de la paternidad, y por un bajo grado de parentesco entre los miembros de los grupos. Asimismo, la formación de coaliciones para la invasión de los grupos no ha sido documentada hasta el momento, y aunque los machos residentes actúan por veces en conjunto para evitar la entrada de inmigrantes, la residencia es obtenida a través de la derrota del macho alfa. Así, en esta especie el apoyo de los machos subordinados parece ser menos consistente, y probablemente disminuirá a medida que el número de machos por grupo aumenta, ya que bajo estas circunstancias las cuotas de reproducción se distribuyen más equitativamente dentro de los grupos. La variación en el grado de cooperación

prestada por los subordinados, será el principal factor explicativo para las diferencias en los tiempos de tenencia entre las dos especies.

III.2.4.5. Sesgo reproductivo, adquisición de rango, y edad

Las especies de monos aulladores no se encuadran en las predicciones de la relación entre estilo de adquisición del rango alfa, edad, y nivel de sesgo reproductivo (Apartado II.4.2). En *A. palliata* el sesgo es bajo pero los machos adquieren el rango por desafío y los individuos jóvenes son dominantes. Varios factores podrán explicar esta discrepancia. Por ejemplo, es importante notar que el éxito reproductivo de los machos solamente ha sido cuantificado en una población, por lo que esta tendencia podría deberse a las peculiaridades de ese lugar y/o a limitaciones inherentes a un pequeño tamaño muestral. También, en esta especie la relación negativa entre edad y rango (Apartado III.1.5.2) fue descrita en un momento en que no se había observado dispersión secundaria de los machos (Apartado III.1.4.2); así, los patrones observados se podrán relacionar igualmente con el carácter limitado de las observaciones.

Sin embargo, la sucesión, el régimen predicho para especies con bajo sesgo reproductivo, se asocia normalmente a mayores dificultades de entrada en los grupos provocadas por la presencia de varios machos opositores y desconocimiento de las relaciones de poder. Como se notó anteriormente, en *A. palliata* los machos aportan un apoyo limitado a los machos dominantes durante los enfrentamientos, una situación similar a la descrita para coaliciones de machos no emparentados en *A. pigra* y *A. seniculus*. En estas circunstancias, la discrepancia observada respecto al patrón esperado podrá resultar de las estrategias individualistas de los subordinados. Estas facilitan la emergencia de las condiciones necesarias para la adquisición del rango por conflictos y la consecuente relación negativa entre dominancia y edad.

En *A. seniculus* los estilos de adquisición del rango parecen variar de acuerdo con las características demográficas de las poblaciones. Así, aunque el sesgo reproductivo es siempre alto (prediciendo un sistema de desafío), en poblaciones que se aproximan a la capacidad de carga del hábitat la sucesión es común. Si el sistema de sucesión está asociado a condiciones demográficas estables, entonces las diferencias en la edad de dispersión natal entre *A. seniculus* y *A. palliata* podrían deberse a la tendencia de que bajo este sistema, los machos con mayor edad son normalmente dominantes. La influencia de la demografía no ha sido contemplada hasta el momento en el estudio de las variaciones en los estilos de adquisición del rango. Este factor parece facilitar la emergencia de asociaciones nepotistas entre machos, como en el caso de *A. seniculus*, por lo que deberá ser analizado en el futuro para una mejor comprensión de la evolución de las relaciones sociales de los machos.

III.2.4.6. Sesgo reproductivo y conducta social

La información descrita a lo largo de este apartado apoya la predicción de que las diferencias en el grado de sesgo reproductivo entre *A. palliata* y las especies poliginicas de monos aulladores explican variaciones en diversos aspectos de la socioecología de los machos en este género. Al nivel de las relaciones sociales, un conjunto de indicadores sugiere que en *A. palliata* los machos siguen estrategias individualistas, mientras que en *A. seniculus*, y probablemente *A. pigra*, el nepotismo cumplirá un importante papel en el desarrollo de relaciones cooperativas, sobre todo en la formación de coaliciones.

Sin embargo, en todas las especies de monos aulladores la expresión de conductas agonísticas parece limitarse a situaciones de inestabilidad grupal. Esta convergencia podrá deberse, tal como en el caso de las hembras, a restricciones energéticas derivadas del tipo de estrategia de forrajeo del género *Alouatta*, que es bastante homogénea entre especies.

Aparte de estas tendencias generales, actualmente se dispone de muy poca información que permita comparar los patrones de interacción social entre las diferentes especies de monos aulladores machos. Además, en el caso de *A. palliata*, la única especie en que la conducta social de los machos ha sido estudiada, se detecta un importante grado de variación en algunos indicadores referidos anteriormente, como por ejemplo en las tasas de interacción social (Apartado III.1.5.2). La discusión de estas diferencias será realizada a continuación y constituye el objetivo central de la presente disertación.

IV. Diseño de la Investigación

IV.1. Problema de estudio

En las dos poblaciones de *A. palliata* más estudiadas, aunque las hembras receptivas presentan el mismo patrón de distribución temporal (estros asincrónicos) y espacial (grupos cohesivos y estables), los machos divergen en la frecuencia y tipo de interacciones sociales que establecen entre si y en las estrategias de acceso a la reproducción (HLP, Costa Rica: Glander 1980, 1992; Jones 1980a, 1982, 1985, 1995; Clarke y Glander 1984; Zucker y Clarke 1986 *contra* IBC, Panamá: Bernstein 1964, Carpenter 1965, Wang y Milton 2003).

IV.1.1. Diferencias en las relaciones sociales de los machos entre poblaciones: Trabajos anteriores

IV.1.1.1. Comportamiento agonístico

Como se mencionó en el Apartado III.1.5.2, la frecuencia de agonismo es más alta entre los machos de HLP (HLP: 0.038/h, Jones 1980a; 0.049/h, Zucker y Clarke 1986; IBC: 0.018/h, Wang y Milton 2003). Por otro lado, en Costa Rica existe una relación negativa entre rango y edad (HLP: Jones 1980a, Clarke y Glander 1984, Zucker y Clarke 1998; IBC: Carpenter 1965), mientras que en IBC no se pudo distinguir la presencia de relaciones jerárquicas entre los machos. En el estudio de Wang y Milton (2003), solamente se identificó la presencia de un macho alfa con base en la centralidad espacial en el grupo de este individuo, en su coordinación vocal de los desplazamientos del grupo, y en su prioridad de acceso a recursos alimenticios.

La tasa de interacciones agonísticas dirigidas por los machos a las hembras es más alta en HLP (0.655/h, Jones 1980a; IBC: 0.049/h, Wang y Milton 2003).

IV.1.1.2.Comportamiento afiliativo

No se dispone de datos en cuanto a las interacciones afiliativas entre machos y entre machos y hembras que permitan comparar las dos poblaciones. Asumiendo una función afiliativa para la ceremonia de saludo, las tasas de esta conducta son similares entre los dos lugares (HLP: 0.02/h, Zucker y Clarke 1986; IBC: 0.022/h: Wang y Milton 2003). Sin embargo, al contrario de lo observado en IBC (Wang y Milton 2003), en HLP los machos dominantes inician más frecuentemente esta conducta (Glander 1975, Zucker y Clarke 1986)

IV.1.1.3.Comportamiento espacial

En los dos lugares parece existir una ligera tendencia hacia mayor cercanía espacial entre los machos dominantes y las hembras (HLP: Jones 1982; IBC: Wang y Milton 2003). También, en comparación con otros machos, en ambos lugares los machos alfa estuvieron frecuentemente a menos de cinco metros de otros machos: en HLP el macho alfa fue el segundo en términos de tiempo permanecido a esta distancia, después del macho beta (Zucker y Clarke 1986); en IBC el macho alfa fue igualmente el segundo, presentando una frecuencia ligeramente inferior a un macho de edad avanzada (Wang y Milton 2003). Finalmente, en IBC los machos que se asociaron [espacialmente] más con hembras lo hicieron menos con otros machos.

IV.1.1.4. Acceso a la reproducción

En el grupo de IBC todos los machos copularon con hembras receptivas, y en algunos casos varios machos copularon con la misma hembra en el mismo día; los machos nunca interfirieron en las actividades sexuales de otros machos (Wang y Milton 2003). En contraste, en HLP los machos alfa tuvieron un acceso prioritario a las hembras receptivas, guardaron a las hembras receptivas, y fueron los únicos que se aparearon con las hembras durante el pico estral (Glander 1980, Clarke 1983, Jones 1985). En este lugar los machos interrumpen los consorcios de otros

machos y en algunas ocasiones los machos subordinados disputan directamente en acceso a las hembras (Jones 1985).

IV.1.2. Diferencias en las condiciones socioecológicas, demográficas, y biogeográficas entre poblaciones: Trabajos anteriores

En el análisis de las diferencias en los patrones de organización social y relaciones de los machos entre estas dos poblaciones, hay que tener en cuenta algunas cuestiones metodológicas y logísticas. En la Tabla I se reúne información en cuanto a diversas características de las muestras colectadas en estos estudios.

Tabla I. Comparación del tipo de muestras colectadas en los tres trabajos en que se estudiaron las relaciones sociales de los machos *A. palliata*.

	Lugar		
	HLP		IBC
Referencias	Jones 1980a	Zucker y Clarke 1986	Wang y Milton 2003
Horas de observación	512	122	227.35
¿Dos estaciones?*	Sí	n.d. [†]	Sí
Nº grupos	2	1	1
Método de muestreo	Animal focal y ad libitum	Animal focal	Animal focal

* Indica si el estudio incluyó observaciones en las dos estaciones del año.

[†] Información no disponible.

Así, el número de grupos estudiados y las horas de observación son reducidos. Por otro lado, en el estudio con mayor duración, en el único que incluyó dos grupos, los datos presentados se basan en dos métodos de muestreo distintos, no especificando qué datos provienen de que método (Jones 1980a). Finalmente, en otro estudio no se sabe si las observaciones se realizaron durante una o más temporadas del año (Zucker y Clarke 1986).

Tabla II. Comparación de las dos poblaciones en que se estudiaron las relaciones sociales de machos *A. palliata*: Características relacionales, grupales, ecológicas, demográficas, y biogeográficas.

Características	Lugar	
	HLP	IBC
Relacionales		
Afiliación (interac/hora/individ)	0.024 ^c	0.018 ^a
Agonismo (interac/hora/individ)	0.04 ^{b,c*}	0.018 ^a
Dominancia y agonismo	Sí ^{b,c,d}	No ^a
Dominancia y acceso a reproducción	Sí ^{d,e,m}	No ^a
Método de Identificación de macho α	Agonismo ^{b,c,d}	Indirecto ^{a†}
Tipo de competición	Directa	Indirecta
Grupales		
Nº de Adultos	14.7 ^{b,c‡}	18 ^a
Nº de Machos	3 ^{b,c‡}	6 ^a
Nº de Hembras	11.7 ^{b,c‡}	12 ^a
Proporción sexual (H/M)	3.9 ^{b,c‡}	2 ^a
Estacionalidad reproductiva	No ^{b,d,q}	No ^a
Migraciones recientes	Sí ^{a,c}	No ^a
Ámbito hogareño (ha)	24 ^f	34 ^a
Demográficas		
Densidad poblacional (ind/ha)	0.77 ^g	0.81 ^h
Densidad de grupos (grupos/ha)	0.048 ^g	0.044 ^h
Tamaño grupal medio	15.5 ^g	20.2 ^h
Proporción sexual en la población	2.98 ^g	2.55 ^h
Patrones de dispersión	Ambos sexos ^{k,p,r}	Machos ^{n,o¶}
Florísticas/Dieta		
Pluviosidad anual media (mm)	1450 ^g	2730 ^h
Tipo de vegetación	Sub-caducifolia seca ⁱ	Sub-perennifolia húmeda ^j
Nº de especies en la dieta	61 ^{i§}	73 ^j
Nº de familias en la dieta	26 ^{i§}	33 ^j
% Frutos / % hojas en la dieta	0.2 ^{i§}	1.1 ^j
Biogeográficas		
Área (ha)	332.5 ^g	1475 ^h
Tipo de paisaje	Fragmentado ^k	Bosque continuo (isla) ^j
Actividades humanas	Sí ^k	No ^l

^a Wang y Milton 2003; ^b Jones 1980a; ^c Zucker y Clarke 1986; ^d Glander 1980; ^e Jones, 1985; ^f Zucker y Clarke 1998; ^g Clarke *et al.* 1986; ^h Milton 1982; ⁱ Glander 1978; ^j Milton 1980; ^k Glander 1992; ^l Campbell 2003; ^m Clarke 1983; ⁿ Carpenter 1965; ^o K. Milton *com. pers.* 2006; ^p Clarke 1981; ^q Clarke y Glander 1984; ^r Clarke y Glander 2001, 2002, 2004.

* Media de los tres grupos observados en estos estudios; † Vocalizaciones, control de los desplazamientos del grupo, centralidad espacial en el grupo; ‡ Valores medios para los tres grupos estudiados en este lugar; § Un grupo estudiado durante 14 meses: este grupo (grupo 1) ocupaba un ámbito hogareño cercano al de los grupos estudiados por Jones (1980a; grupos 5 y 12) y por Zucker y Clarke (1986; grupo 2); || Dos grupos estudiados durante nueve meses: se presentan solamente los valores del grupo 'Lutz Ravine' que ocupaba en ese momento una zona contigua a la del grupo estudiado por Wang y Milton (2003) (K. Milton *com. pers.*); ¶ K. Milton (*com. pers.* 2006) refiere que en IBC nunca se han observado hembras solitarias.

Es entonces posible que las diferencias observadas resulten de limitaciones metodológicas de los trabajos. Sin embargo, una revisión extensa de diversas características de estos dos lugares revela otros niveles de variación que podrán explicar esta divergencia (Tabla II).

Al nivel de las características de los grupos de estudio, el número de individuos adultos por grupo es ligeramente inferior en HLP, pero el número de hembras por grupo es similar entre los dos lugares, debiéndose entonces las diferencias en tamaño grupal al mayor número machos por grupo en IBC. Así, la proporción sexual socionómica en los grupos de HLP es dos veces mayor que la del grupo de IBC. Dos aspectos presentan poca variación o son iguales, el tamaño del ámbito hogareño y la ausencia de estacionalidad reproductiva. Al nivel de la ocurrencia de migraciones recientes (inmediatamente antes del estudio o durante su realización), en HLP varios individuos inmigraron y emigraron durante los estudios, mientras que en IBC solamente un macho subadulto emigró y un macho adulto regresó al grupo.

En términos demográficos, en ambos lugares la densidad poblacional es más alta que el valor medio para la especie (*cf.* Figura 3.6), presentando IBC una densidad ligeramente más alta. Esto parece relacionarse con la existencia de menos grupos pero que incluyen a más individuos en este lugar. Como se ha referido anteriormente, a diferencia de HLP en IBC no se ha observado la dispersión sistemática de las hembras de sus grupos de nacimiento.

Utilizando el nivel de pluviosidad como indicador de la productividad del hábitat (Murphy y Lugo 1986), y considerando el tipo de asociación vegetal predominante, se puede inferir que en IBC la disponibilidad de recursos alimenticios será mayor. En términos de la diversidad de la dieta, medida a través del número de especies y de familias utilizadas en cada lugar, en IBC los monos aulladores tienen una dieta más diversa. También, la proporción de frutos consumida es bastante superior en IBC.

Finalmente, y como dicho anteriormente, HLP es un paisaje fragmentado en el que se llevan a cabo diversas actividades humanas (ej. ganadería, turismo), y tiene un área más de cuatro veces inferior a IBC. IBC es una reserva bajo la supervisión del Instituto Smithsonian en la que todos los tipos de asociaciones vegetales corresponden a estados de maduración superiores a los cien años.

IV.1.2.1. Fuentes de variación

De acuerdo con lo anterior, parecen existir diferencias importantes entre los dos lugares en aspectos grupales (número de machos y proporción sexual, migraciones recientes), demográficos (patrones de dispersión de las hembras), y en términos de la calidad del hábitat (productividad, dieta, grado de perturbación). En esta disertación se intentará demostrar que, independientemente de las limitaciones metodológicas y logísticas de los estudios anteriores, en *A. palliata* las relaciones sociales de los machos varían de acuerdo con estos factores.

IV.2. Objetivo e hipótesis

IV.2.1. Objetivo

El objetivo de la presente disertación es demostrar que la conducta social (variable dependiente) de los machos *A. palliata* varía de acuerdo con la calidad del hábitat y el grado de perturbación, las probabilidades de dispersión de las hembras, y con el número de machos por grupo y la estabilidad de la composición de machos de los grupos (variables independientes). En este sentido, se propone un modelo general en el que las relaciones sociales de los machos se relacionan con estas variables independientes. A partir de este modelo, se enunciará un conjunto de hipótesis específicas y predicciones en cuanto a las relaciones sociales de los machos de dos grupos de monos aulladores de manto en la región de Los Tuxtlas.

IV.2.1.1. Un modelo para la comprensión de las relaciones sociales entre machos en A. palliata

Las relaciones esperadas entre los factores que se diferenciaron significativamente en la comparación de las dos poblaciones de *A. palliata* se reunieron en un modelo general representado en la Figura 4.1. En este modelo, se asume que la intensidad de la competencia entre machos variará distalmente en función de la calidad del hábitat y de la frecuencia de dispersión de las hembras, y proximalmente en función de variaciones en el número de machos por grupo y estabilidad de la residencia.

Los patrones de dispersión de las hembras pueden ser alterados por la saturación de los hábitats (Sterck 1999). En esta disertación se propuso que la dispersión sistemática de las hembras observada en algunas poblaciones de *A. palliata* resulta de patrones específicos de perturbación ambiental – y consecuente disminución de la calidad del hábitat (Apartado III.2.3). La probabilidad de dispersión de las hembras (natal o secundaria) se relacionará negativamente con esos factores ambientales. Así, y en comparación con una situación de filopatria de las hembras, se podrá esperar que en condiciones de perturbación se verifique

una mayor variación en el número de hembras por grupo, ya que sus movimientos se ajustarán a grados variables de heterogeneidad ambiental (asociada a la perturbación).

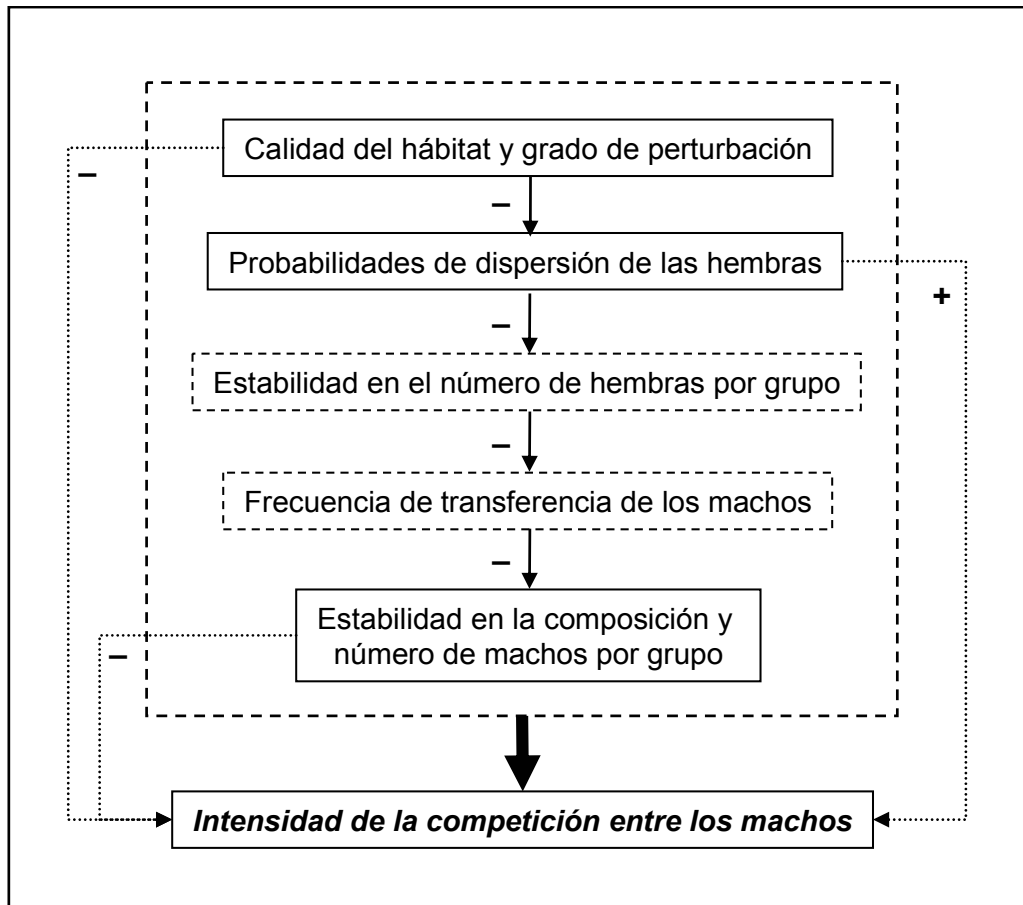


Figura 4.1. Modelo de la influencia de varios factores sobre la intensidad de la competencia entre *A. palliata* machos. En este modelo jerárquico, algunos de los factores predictivos representados (agrupados en el cuadrado con línea punteada) se derivan de asunciones implícitas en cuanto a las consecuencias del factor del nivel anterior (rectángulos con línea punteada), mientras que otros resultan de comparaciones directas entre poblaciones de monos aulladores (rectángulos con línea llena). Los últimos serán evaluados directamente en este trabajo, y se representa la influencia esperada de cada uno sobre la intensidad de la competencia entre los machos (líneas punteadas).

Bajo estas circunstancias, la dispersión de los machos será igualmente frecuente, ya que los movimientos constantes de las hembras resultarán en una mayor diversidad en términos de composiciones grupales. Esta variación aumentará la probabilidad de encontrar grupos con características más atractivas en términos reproductivos, como por ejemplo, grupos con proporciones sexuales más altas. De igual manera, las composiciones grupales variarán más al nivel del número y patrones de residencia de los machos. La frecuencia de conflictos asociados a la emigración de los machos será entonces más alta. También, y ya que las proporciones sexuales son más bajas, aunque el número de hembras por grupo sea alto los machos podrán disputar entre si el acceso a la reproducción. En este sentido, el reducido número de machos en los grupos y la asincronía de los estros de las hembras permitirán el control de las actividades reproductivas dentro del grupo. Se espera entonces que la competición sea de tipo directo y que los machos desarrollen relaciones sociales basadas en diferencias de poder (i.e. despotismo).

En contraste, en hábitats de mayor calidad los grupos serán más homogéneos en términos de tamaño y composición, por lo que para los machos las ventajas de la transferencia serán menores. La frecuencia de conflictos asociados a la emigración será baja, por lo que la frecuencia de expresión de agonismo en este contexto será igualmente menor. Ya que en estas circunstancias el número de machos por grupo aumentará, las posibilidades de monitoreo y monopolización del acceso a la reproducción disminuirán. La inversión en conductas agonísticas que promuevan diferencias de rango será entonces menos ventajosa, ya que los machos difícilmente obtendrán beneficios reproductivos a través de la coerción intrasexual. Así, se espera que la competición sea predominantemente de tipo indirecto y que las relaciones sociales tiendan al igualitarismo.

Es importante destacar que el factor más determinante para las posibilidades de control del acceso a la reproducción en esta especie, parece ser el número de

machos por grupo, ya que existen similitudes entre poblaciones en el número de hembras por grupo, en el nivel de sincronización de los estros, y por consecuencia, en las probabilidades de que dos hembras o más hembras se encuentren en estro en el mismo día [$p(x \geq 2) = 0.7189$]⁴.

IV.2.1.2. Evaluación del modelo en este estudio

Este modelo será evaluado en la presente disertación. Así, en una fase anterior a la colecta de datos se realizó un sondeo exhaustivo con el objetivo de identificar a grupos de monos aulladores de manto cuyas características grupales, demográficas, y ecológicas presentaran la variación definida por el modelo. En este sondeo se consultaron investigadores que trabajaron con las poblaciones de estudio, se revisó la literatura disponible en cuanto a diversas características de la zona y poblaciones de estudio, y se observaron diversos grupos (los detalles y resultados de este proceso se describen en el Apartado V.2).

Los dos grupos de estudio elegidos permiten solamente una evaluación parcial de las principales asunciones del modelo. Así, y como se puede apreciar en la Tabla III, aunque la variación entre los dos grupos en las variables calidad del hábitat y migraciones recientes, corresponde a las premisas del modelo, los grupos no presentan variación en el número de machos por grupo y patrones de dispersión por sexo.

⁴ Para el cálculo de esta probabilidad se utilizó la extensión del teorema binomial sugerida por Dunbar (1988):

$$p(x \geq 2) = \sum_{x=2}^n \binom{n}{x} p^x (1-p)^{n-x}$$

en que p es la probabilidad de que una hembra pueda ser fertilizada en un determinado día, y n es el número de hembras por grupo (12). Para el cálculo de p , se multiplicó el número medio de ciclos que presenta una hembra antes de ser fertilizada (24.06, Glander 1980) por el número medio de días durante un ciclo en que esta estará receptiva durante cada ciclo (3 días), y este resultado se dividió entre la duración de la temporada reproductiva (365 días).

Tabla III. Comparación entre el modelo propuesto y las poblaciones de estudio en cuando a la variación en las variables de interés. El resultado de la comparación se indica como variable (variación diferente en el modelo que en los grupos de estudio) o similar (variación equivalente en el modelo que en los grupos de estudio).

		Nº. de machos por grupo	Inmigraciones recientes	Calidad del hábitat	Patrones de dispersión por sexo
Modelo (competición)	Indirecta	Mayor	No	Alta	Machos
	Directa	Menor	Sí	Baja	Ambos sexos
		Variable	Similar	Similar	Variable
Presente estudio (grupos)	Rh	Igual	No	Alta	Igual (machos)
	Mt		Sí	Baja	

De este modo, los resultados que se encuentren en el presente estudio en la comparación entre los dos grupos tendrán que tener en cuenta estas diferencias respecto al modelo propuesto; esta será así una prueba parcial del modelo, y hay que contemplar la posibilidad de que las condiciones del modelo no se cumplan para esta población. Sin embargo, las combinaciones de las variables de interés son distintas entre los dos grupos, lo que permitirá evaluar el modelo a partir un conjunto de hipótesis y predicciones que se enuncian a continuación.

IV.2.2. Hipótesis y variables dependientes

IV.2.2.1. Hipótesis 1

Si diferencias en la conducta social de los machos resultan de la ocurrencia de inmigraciones recientes y de la calidad del hábitat y son independientes del número de machos por grupo y de los patrones de dispersión por sexo, entonces se espera que los machos del grupo Rh presenten relaciones tendientes al igualitarismo y competición de tipo indirecto, mientras que los machos del grupo Mt presentarán relaciones predominantemente despóticas y competición de tipo directo.

IV.2.2.2. Hipótesis 2

Si la conducta de los machos es influenciada primordialmente por el número de machos por grupo y por los patrones de dispersión por sexos, entonces se espera que no existan diferencias entre los dos grupos en cuando al tipo de relaciones y de competición que presentan los machos.

IV.2.2.3. Hipótesis 3

Si en una comparación entre los dos grupos realizada al inicio del estudio se encuentran patrones de relaciones entre machos similares a los enunciados en la Hipótesis 1, pero la misma comparación realizada al final del estudio resulta en patrones similares a los enunciados en la Hipótesis 2, entonces la conducta de los machos es determinada principalmente por la ocurrencia de inmigraciones y, sobre todo, por el tiempo transcurrido desde estas.

Tabla IV. Variación esperada de acuerdo con la hipótesis 1 en los indicadores de las relaciones sociales de los machos en los dos grupos de estudio.

Indicadores de las relaciones sociales	Régimen de relaciones sociales y tipo de competición (predicciones)	
	Rh (indirecta, igualitarismo)	Mt (directa, despotismo)
Tasa de afiliación entre machos	Mayor	Menor
Tasa de agonismo entre machos	Menor	Mayor
Tasa de agonismo intenso*	Menor	Mayor
Tasa de interacciones agonísticas emitidas hacia las hembras	Menor	Mayor
Existencia de relaciones jerarquizadas consistentes	No	Sí
Diferencias entre machos en el acceso a hembras receptivas	No	Sí
Diferencias en la proximidad espacial entre machos	No	Sí
Diferencias entre machos en la proximidad espacial a las hembras	No	Sí
Diferencias entre machos en la proximidad espacial a los inmaduros	No	Sí

* Consultar Apartado VI.1.

IV.2.2.4. Variables dependientes

Para la contrastación de las hipótesis enunciadas se utilizarán los indicadores de las relaciones sociales entre machos descritos en las Tablas IV y V. Estos indicadores son las variables independientes que se analizarán en el capítulo de resultados, y permitirán clasificar las relaciones entre machos como despóticas o igualitarias y el tipo de competición como directa o indirecta. En la Tabla IV se representa la variación esperada entre grupos en los diferentes indicadores de las relaciones sociales de acuerdo con la hipótesis 1. Una evaluación del grado de disparidad entre esas variaciones esperadas y los resultados observados permitirá aceptar o rechazar las hipótesis 1 y 2. En la Tabla V se representan los cambios esperados en los indicadores de las relaciones sociales de los machos de acuerdo con variaciones temporales, tal como planteado en la hipótesis 3.

Tabla V. Variación esperada de acuerdo con la hipótesis 3 en los indicadores de las relaciones sociales de los machos en los dos grupos de estudio.

Indicadores de las relaciones sociales	Variaciones en el régimen de relaciones sociales y tipo de competición		
	Inicio del estudio		Final del estudio (resultado esperado)
	Rh (indirecta, igualitarismo)	Mt (directa, despotismo)	
Tasa de afiliación entre machos	Mayor	Menor	Igual (mayor)
Tasa de agonismo entre machos	Menor	Mayor	Igual (menor)
Tasa de agonismo intenso	Menor	Mayor	Igual (menor)
Tasa de interacciones agonísticas emitidas hacia las hembras	Menor	Mayor	Igual (menor)
Existencia de relaciones jerarquizadas consistentes	No	Sí	Igual (no)
Diferencias entre machos en el acceso a hembras receptivas	No	Sí	Igual (no)
Diferencias en la proximidad espacial entre machos	No	Sí	Igual (no)
Diferencias entre machos en la proximidad espacial a las hembras	No	Sí	Igual (no)
Diferencias entre machos en la proximidad espacial a los inmaduros	No	Sí	Igual (no)

Método

V. Población y Grupos de Estudio

V.1. Lugar de estudio

El estudio se realizó en la Sierra de Los Tuxtlas, al sur del Estado de Veracruz, México ($18^{\circ} 05'$ y $18^{\circ} 45'$ N, $94^{\circ} 35'$ y $95^{\circ} 30'$ O) (Figura 5.1). Esta región volcánica se localiza en la planicie costera del Golfo de México, y presenta una gran heterogeneidad paisajística. Esta se verifica a los niveles topográfico (Siemens 2004), geomorfológico (Geissert 2004), hidrológico (Vásquez *et al.* 2004), climático (Soto 2004), de tipos de suelo (Campos 2004) y de tipos de vegetación (Castillo-Campos y Laborde 2004).

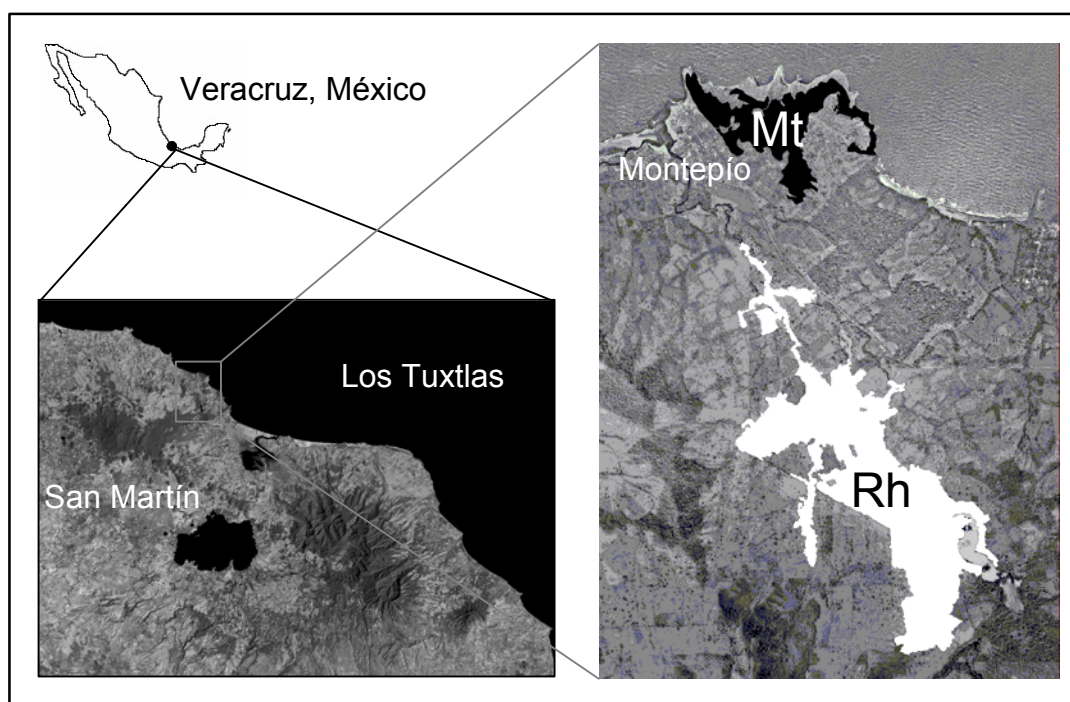


Figura 5.1. El estudio se realizó en el estado de Veracruz, México (arriba a la izquierda), más específicamente, en las cercanías del Volcán San Martín, Los Tuxtlas (abajo a la izquierda). Los dos grupos de estudio viven en dos diferentes fragmentos en las cercanías del poblado de Montepío (a la derecha).

Las actividades humanas, especialmente agropecuarias, han provocado en esta región la pérdida de un 84% de la vegetación original en los últimos 60 o 70 años (Dirzo y García 1991, Guevara *et al.* 2004). La deforestación se inició en las zonas de planicie y se extendió progresivamente. En la actualidad los remanentes de bosque se localizan en las orillas de los cuerpos de agua y, sobre todo, en partes altas (≥ 300 -400 msnm) y de difícil acceso; estas son zonas poco atractivas para la agricultura y ganadería (Dirzo y García 1992, Estrada y Coates-Estrada 1996, Guevara *et al.* 2004).

En noviembre de 1998 esta zona fue decretada Reserva de la Biosfera por el gobierno mexicano (Diario Oficial de la Federación 1998), estatuto que reconoció oficialmente su importancia y singularidad en términos de biodiversidad. La reserva comprende un total de más de 1550 Km², de los cuales aproximadamente un 20% (300 km²) corresponde a zonas núcleo, áreas en que las actividades humanas son residuales (Laborde 2004). El presente estudio se realizó en las cercanías de la zona núcleo más norteña, el volcán San Martín Tuxtla (98 km²), cuyas faldas orientales que se prolongan hasta las costas del Golfo.

En esta zona el clima es cálido-húmedo [Am(f); temperatura media mensual de 27° C], caracterizándose por un régimen de lluvias de verano (de junio a septiembre) con influencia de monzón (Soto y Gama 1997, Soto 2004). Esta es una de las regiones más lluviosas de México, con precipitaciones medias anuales superiores a los 4000 mm (Soto 2004). De septiembre a febrero se verifican descensos importantes en la temperatura ambiental normalmente acompañados por aumentos de la precipitación y vientos fuertes (80 a 100 Km/h), episodios conocidos localmente como 'nortes' (Soto y Gama 1997, Soto 2004). El periodo más seco del año ocurre entre los meses de marzo y mayo.

La vegetación predominante en cotas inferiores a 700 msnm es la selva alta perennifolia (Gómez-Pompa 1973); Castillo-Campos y Laborde (2004) destacan la

diversidad estructural de este tipo de vegetación que incluye las siguientes formas de vida: árboles de talla diversa, lianas, trepadoras herbáceas, hemiepífitas, epífitas, palmas, arbustos, hierbas umbrófilas y árboles estranguladores.

V.2. Selección de las poblaciones y grupos de estudio

El trabajo de campo para este estudio se desarrolló de agosto de 2002 a julio de 2003, y de febrero a diciembre de 2004. Este periodo se dividió en tres fases: selección de las poblaciones y grupos de estudio; reconocimiento de los sujetos de estudio y categorización de las conductas; registro sistemático de la conducta. El primer aspecto se describirá a continuación mientras que los otros dos serán revisados en el Apartado VI.

La primera fase de trabajo de campo se realizó de agosto de 2002 a marzo de 2003. Con base en el diseño de la investigación, se procedió a la identificación de fragmentos y grupos candidatos para el estudio, i.e., los que mejor se ajustaban a las características definidas *a priori*.

En este proceso se utilizaron diversas fuentes. Los datos históricos procedieron de comunicaciones personales de varios investigadores que han desarrollado estudios con grupos de *A. palliata* en esta región (B. Hervier-Martínez, J. Cristóbal-Azkarate, PC. Quintana-Morales, R. Bravo-Xicoténcatl, S. Vegas-Carrillo). La recopilación de esta información fue posible debido a las descripciones que los diferentes observadores han realizado de características que presentan variación interindividual: fisonomía, pelos dorados en las patas y cola, patrones de despigmentación en la parte ventral de las patas y en el dermatoglifo, cicatrices faciales, ausencia de dedos, y otros rasgos físicos como el tamaño y la coloración del manto dorsal. Estos indicadores fueron también utilizados para el reconocimiento de los sujetos durante la colecta de datos de este estudio. En cuanto a la caracterización biogeográfica, demográfica, y de la vegetación de las poblaciones, ésta se apoyó en los trabajos de Cristóbal-Azkarate y colaboradores (2003, 2005), y en contactos establecidos con informantes locales.

Los fragmentos seleccionados en esta fase preliminar fueron posteriormente visitados; a lo largo de ocho meses (aproximadamente 700 h de permanencia en el campo) se observaron 18 grupos en ocho fragmentos. Al final de este proceso se eligieron los dos grupos y fragmentos que se describen a continuación. En esta descripción también se incluyen los valores del tamaño del ámbito hogareño y de las zonas de traslape con otros grupos. Sobre una ortofoto digital de la zona de estudio (escala 1:75000, INEGI, 2000) se marcaron las áreas ocupadas por los individuos a lo largo de los nueve meses de registro de la conducta; las áreas de traslape se definieron con base en observaciones oportunistas de otros grupos dentro del ámbito hogareño de los grupos de estudio. Al final del estudio se calculó el tamaño de estas áreas con el software SIG ArcView 3.2 y la extensión Patch Analyst 2.2.

V.2.1. Cuantificación de diferencias entre los grupos

V.2.1.1. Muestreos de la vegetación

Con el objetivo de cuantificar las características del hábitat de cada grupo se realizaron muestreos de la vegetación dentro de sus ámbitos hogareños. Se muestreó un área total de 2000 m² de vegetación utilizando el método estandarizado de Gentry (1982). Este propone la realización de transectos de 50 x 2 m que deben estar espacialmente separados y distribuidos al azar. En cada transecto se identificaron y midieron todos los árboles, arbustos y lianas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm. En cada fragmento se realizaron 20 transectos.

Con base en esta información se calcularon los siguientes índices. Primero, se calculó la riqueza de especies y familias, como el número de individuos encontrados en el área de estudio. Segundo, se calculó el DAP medio, que es la suma de los DAP de todos los individuos, entre el número total de individuos. Como el DAP se correlaciona fuertemente con la altura de los árboles (ej. Leighton y Leighton 1982), y que es un buen indicador de la biomasa (Chapman *et al.* 1992,

1994), este índice permite inferir la disponibilidad de recursos alimenticios en cada área de estudio. Tercero, el índice de diversidad de Simpson fue calculado:

$$Ds = \frac{1}{\sum_{i=1}^s pi^2}$$

en que Ds es el índice de diversidad de Simpson y pi es el número de individuos de la especie i entre el número total de individuos muestreados para todas las especies (s) (Krebs 1989). La proporción de todas las especies se sumó, y el valor recíproco fue calculado. Cuanto mayor sea el número de especies, más similar el número de individuos para cada especie, y más homogéneamente repartidos se encuentren esos individuos en el área de muestreo, mayor será la diversidad de la comunidad.

También, se calculó el sumatorio de los índices de importancia de los cinco taxa más consumidos por *A. palliata* en la zona de Los Tuxtlas ($\sum 5$). Estrada (1984, en Cristóbal-Azkarate 2003) en su trabajo sobre la dieta de estos primates en hábitat continuo, registró que el género *Ficus* y las especies *Nectandra ambigens*, *Poulsenia armata*, *Brosimum alicastrum* y *Cecropia obtusifolia* representaron aproximadamente el 78% del número total de especies consumidas durante un año, y el 89% del tiempo total de alimentación. La importancia se calculó sumando los valores relativos de densidad, dominancia y frecuencia de cada uno de los taxa referidos (Krebs 1989); el $\sum 5$ se calculó sumando estos valores.

Finalmente, se clasificaron las especies muestreadas en cada lugar de acuerdo con el tipo de hábitat y las necesidades de luz para la germinación: primarias o tolerantes a la sombra; secundarias o intolerantes a la sombra; no secundarias demandantes de luz (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Las especies secundarias están presentes solamente en zonas de borde, mientras que las especies demandantes de luz pueden persistir en selva primaria o secundaria,

siempre que en las primeras etapas de crecimiento tengan gran cantidad de luz (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Una cuarta categoría que incluye las especies introducidas fue también considerada. Los resultados de estos muestreos se describen a continuación.

V.2.1.2. Biogeografía, demografía y grupos de estudio: Grupo Mt

El fragmento Montepío (Mt; fragmento 4 en el trabajo de Cristóbal-Azcarate *et al.* 2005) tiene un área de aproximadamente 63 ha y colinda al noroeste con el poblado del mismo nombre. Todo el fragmento se localiza sobre las vertientes de un conjunto de colinas que al norte y al este, se precipitan abruptamente sobre el mar, y al oeste y sur, se encuentran con una carretera y con pastos para ganado, respectivamente (*cf.* Figura 5.1). Un poco más al sur existe otro fragmento de selva (fragmento 3 en el trabajo de Cristóbal-Azcarate *et al.* 2005) que en una zona dista menos de 50 metros de Mt; se asume la posibilidad de que ocurran migraciones entre estos dos fragmentos.

La vegetación se presenta en general bastante perturbada (casi no existen árboles con alturas superiores a los 15 m), y son comunes las áreas de crecimiento de vegetación secundaria. Asimismo, existen varias zonas que anteriormente fueron utilizadas para cultivos de maíz y que en este momento se encuentran en proceso de regeneración. Por su proximidad al poblado, el fragmento es visitado con frecuencia por locales para la recolección de leña; en la vertiente oeste del fragmento existe además una cantera utilizada para la extracción de grava.

La densidad poblacional de monos aulladores en este lugar es de 0.7 ind/ha y la densidad de grupos es de 0.08 grupos/ha; el tamaño grupal medio es de 8.4 individuos y la proporción sexual 1.1 (Cristóbal-Azkarate 2003).

El grupo de estudio al inicio de los registros sistemáticos (marzo de 2004) estaba compuesto por 12 individuos: tres machos adultos, cuatro hembras adultas, cuatro inmaduros, y un subadulto. La composición de individuos adultos no se alteró durante el estudio. En las primeras observaciones realizadas con este grupo en marzo de 2000, solamente existían dos individuos adultos, un macho, MtM, y una hembra, H1 (J Cristóbal-Azcarate *com. pers.* 2003). En Enero de 2002 fueron observadas tres hembras adultas nuevas en el grupo – H2, H3, H4 –, habiéndose todas reproducido en el grupo durante ese año. Estas inmigraciones no fueron observadas, por lo que podrán haber ocurrido en algún momento entre abril y diciembre de 2001 (J Cristóbal-Azcarate *com. pers.* 2003). Esta composición de hembras se mantuvo constante hasta la conclusión del presente estudio.

Respecto a los machos, en el año que transcurrió desde la primera observación (marzo de 2000) a la segunda (marzo de 2001) se verificó una inmigración, Mt1 (J Cristóbal-Azcarate *com. pers.* 2003). Este macho permaneció en el grupo desde ese momento hasta la conclusión de este estudio (diciembre de 2004). En noviembre de 2003 una coalición de dos machos entró en el grupo, y se observaron episodios de agresión intensa entre estos y MtM; este macho se observó por última vez en diciembre de 2003, encontrándose alejado del grupo y presentando varias lesiones graves. Se asume que este macho murió en ese mes a consecuencia de los enfrentamientos. La composición de machos del grupo permaneció invariable a partir de esa fecha hasta el término de este estudio (Tabla VI).

Tabla VI. Historia conocida de los grupos de estudio

Grupo	Fechas de las observaciones	Composición	
		Machos	Hembras
Mt	Marzo 2000	MtM	H1
	Marzo a Abril 2001	MtM, Mt1 ^a	H1
	Enero 2002 a Octubre 2003	MtM, Mt1	H1, H2 ^a , H3 ^a , H4 ^a
	Noviembre a Diciembre 2003	MtM ^b , Mt1, Mt2 ^a , Mt3 ^a	H1, H2, H3, H4
	Enero 2004 a Diciembre 2004*	Mt1, Mt2, Mt3	H1, H2, H3, H4
Rh	Julio a Septiembre de 2001	RhM ^c , RhM ^d	H1, H ^d , H ^d
	Septiembre 2003 a Diciembre 2004*	Rh1, Rh2, Rh3	H1, H2, H3

^a Inmigración; ^b Muerte; ^c desaparecimiento; ^d no identificados.

*Incluye el período de registros sistemáticos del presente estudio

Ya que en esta especie los testículos permanecen en el canal inguinal hasta el final de la pubertad, la determinación del sexo de los individuos subadultos es imposible a través de observaciones indirectas. De este modo, el sexo del individuo subadulto que se encontraba en el grupo al inicio de los registros sistemáticos era desconocido. En el transcurso del estudio este individuo dirigió conductas proceptivas (lengüeteo y presentación; *cf.* Apéndice I) a uno de los machos (Mt2) en dos ocasiones, sugiriendo que se podría tratar de una hembra. Se confirmó después de la conclusión de este estudio que este individuo es hembra. Sin embargo, nunca se observó el subadulto copular, y ya que las pautas conductuales referidas también podrán estar asociadas a contextos de sumisión, este individuo no fue incluido en la clase de las hembras adultas. En los resultados estas interacciones no se analizan como conductas sexuales.

Este grupo ocupa la porción más al norte del fragmento, y utilizó durante este estudio un área de aproximadamente 16 ha. Sin embargo, aproximadamente un 50% de su ámbito hogareño fue compartido con otros dos grupos.

En los 2000 m² de vegetación muestreada se identificaron 493 individuos pertenecientes a 83 especies y a 40 familias. Las especies más frecuentes fueron *Orthion oblanceolatum*, *Psychotria chiapensis*, *Cecropia obtusifolia*, y *Forsteronia viridensis*; las dos primeras son especies demandantes de luz, la tercera es secundaria, y la última es primaria. Las familias más comunes fueron, por orden de importancia, Violaceae, Apocynaceae, Rubiaceae, Cecropiaceae y Moraceae. El 49.5% de los individuos muestreados en este lugar correspondieron a especies demandantes de luz, el 25.6% a especies primarias, el 18.9% a especies secundarias, y para un 6% de las especies no se pudo determinar el tipo de hábitat. El DAP medio fue de 19.15 cm, el índice de diversidad de Simpson fue de 9.28, y el índice $\Sigma 5$ fue de 21.55.

V.2.1.3. Biogeografía, demografía y grupos de estudio: Grupo Rh

El fragmento Rancho Huber (Rh, fragmento 1 en el trabajo de Cristóbal-Azcarate *et al.* 2005) tiene un área de 244 ha. Este fragmento está más hacia el interior que Mt, y presenta un ligero declive topográfico en la dirección sur/norte. Varios ríos lo cruzan y al sur rodea parcialmente una laguna (*cf.* Figura 5.1). El fragmento está en general rodeado de pastizales, pero hacia el oeste existe otro fragmento relativamente cercano (a aproximadamente 50 metros; fragmento 2 en el trabajo de Cristóbal-Azcarate *et al.* 2005). También, al sur se aproxima a una reserva a cargo de la Universidad Nacional Autónoma de México, encontrándose ésta por su lado dentro de una de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Tal como referido para el caso de Mt, también aquí se asume la posibilidad de migraciones entre estas áreas adyacentes.

En este fragmento las actividades humanas son en este momento muy escasas. Anteriormente parte del bosque fue dedicado al cultivo de cacao (*Theobroma cacao*) en régimen de sombra, por lo que en esas zonas el sotobosque se encuentra modificado. Sin embargo, este tipo de sistema agropecuario asegura la permanencia de los estratos mediano y alto del bosque

(los que típicamente son utilizados por *A. palliata*) presentando por lo tanto un impacto limitado sobre la estructura de la selva. La explotación del cacao terminó desde hace más de 10 años. En otras dos pequeñas áreas del fragmento existen pomares de naranja (*Citrus* sp.) abandonados.

En términos demográficos la densidad poblacional en este fragmento es de 0.1 ind/ha y la densidad de grupos de 0.02 grupos/ha; el tamaño grupal medio es de 5.4 individuos y la proporción sexual es de 0.8 (Cristóbal-Azkarate 2003).

El grupo de estudio en este lugar incluía tres machos adultos, tres hembras adultas, un subadulto y una cría. Otro subadulto, hijo de H1, se juntó al grupo en siete ocasiones, pero se mantuvo por lo general alejado durante el estudio. El conocimiento de la historia de este grupo es muy incompleto, ya que fue solamente observado durante un muestreo de corta duración realizado en 2001 (Cristóbal-Azkarate *com. pers.* 2003). En ese momento el grupo incluía a cinco individuos adultos, dos machos y tres hembras, de los cuales se identificaron fiablemente un macho y una hembra. El macho ya no estaba presente en septiembre de 2003, mientras que la hembra, H1, permanecía en el grupo. La no identificación de los demás individuos en 2001 no permitió saber si los demás machos y hembras adultos estaban en el grupo desde esa fecha. No obstante, la composición del grupo se mantuvo constante desde septiembre de 2003 – seis meses antes del inicio de la toma de datos sistemáticos – hasta el final del estudio (Tabla VI).

El ámbito hogareño del grupo a lo largo del estudio se extendió por un total de aproximadamente 40 ha, de las cuales 2.23 ha fueron compartidas con otros dos grupos.

En el muestreo de vegetación dentro del ámbito hogareño de este grupo se identificaron 370 individuos pertenecientes a 85 especies y a 35 familias. Las

especies más comunes fueron *Theobroma cacao* (especie introducida), *Myriocarpa longipes* (especie secundaria), *Dendropanax arboreus* (especie demandante de luz), y *Cymbopetalum baillonii* (especie primaria); las familias más representadas en este fragmento fueron, por orden de importancia, Moraceae, Palmae, Rubiaceae, Urticaceae, y Annonaceae. Considerando el tipo de hábitat, 38.1% correspondieron a especies primarias, 25.9% a especies demandantes de luz, 23.8% a especies secundarias, 9.7% a especies introducidas, y para un 2.4% de las especies no se pudo determinar el tipo de hábitat. El DAP medio fue de 26.9 cm, el índice de diversidad de Simpson fue de 34.9, y el índice $\Sigma 5$ fue de 40.9.

V.2.1.4. Comparación de los dos fragmentos y grupos

En la Tabla VII se comparan las características biogeográficas, grupales, demográficas, y florísticas de los dos fragmentos y grupos.

Ambos presentan un grado de aislamiento similar, aunque Rh está muy próximo al bosque continuo. Rh es además un fragmento más extenso y con una perturbación antropogénica muy reducida, mientras que Mt, por su cercanía a un poblado, sufre mayores presiones a este nivel.

En términos grupales, aunque el grupo Mt incluye más individuos, la diferencia se debe sobretodo al número de inmaduros. La composición de adultos es similar entre los dos grupos, teniendo Mt solamente una hembra más, por lo que las proporciones sexuales son equivalentes; esta similitud se refleja en una variación mínima en la probabilidad esperada de que dos o más hembras se encuentren en estro en el mismo día [Rh: $p(x \geq 2) = 0.1019$, Mt: $p(x \geq 2) = 0.1774$; cf. Nota de Pie 4].

Tabla VII. Comparación de los dos fragmentos y grupos de estudio: Características biogeográficas, grupales, demográficas, y florísticas.

Características	Fragmento	
	Montepío	Rancho Huber
Biogeográficas		
Área (ha)	63	244
Distancia al fragmento más cercano (m)	< 50	< 50
Actividades humanas	Sí	No
Grupales		
Tamaño ^a	12	8
Machos	3	3
Hembras	4	3
Subadultos	1	1
Inmaduros ^{a, b}	4	1
Proporción sexual (H/M)	1.3	1
Migraciones recientes ^c	Sí	No
Ámbito hogareño (ha)	16	40
Traslape (ha)	8.1	2.2
Demográficas*		
Densidad poblacional (individuos/ha)	0.7	0.1
Densidad de grupos (grupos/ha)	0.08	0.02
Tamaño grupal medio	8.4	5.4
Proporción sexual (H/M)	1.1	0.8
Florísticas		
Riqueza de especies	83	85
Riqueza de familias	40	35
% de especies primarias	25.6	38.1
DAP medio (cm)	19.2	26.9
Diversidad	9.3	34.9
$\Sigma 5$	21.6	40.9

^a Considerando el número de inmaduros al inicio del estudio; ^b Infantes y juveniles; ^c En los seis meses anteriores al inicio del registro sistemático.

Los grupos se diferencian de forma significativa en la estabilidad de su composición en el periodo previo al inicio del estudio: Rh no presentó cambios en los seis meses anteriores, mientras que Mt recibió dos nuevos machos y perdió uno. También, al nivel del tamaño del ámbito hogareño los dos grupos divergen

considerablemente: en grupo de Rh ocupó un área dos veces y media mayor que el de Mt. Asimismo, este último grupo presentó un área de traslape de aproximadamente 50% de su ámbito hogareño, mientras que en Rh las áreas compartidas con otros grupos representaron solamente un 5.5%.

Considerando las características demográficas de los dos lugares, a comparación con Rh, Mt tiene más animales repartidos en más grupos que son más grandes. La proporción sexual en las dos poblaciones es similar.

Finalmente, la vegetación en los dos lugares diverge en varios aspectos. Aunque en términos de riqueza no existen diferencias importantes, Rh tiene una representación de especies primarias, DAP medio, diversidad, y $\Sigma 5$ considerablemente más altos. Estos indicadores demuestran que en términos florísticos Rh es un fragmento más conservado y con más recursos alimenticios disponibles para *A. palliata*.

VI. Registro de la Conducta Social de los Machos

VI.1. Reconocimiento de los sujetos y categorización de la conducta

De abril a julio de 2003 y en febrero de 2004 (aproximadamente 300 horas de campo) se procedió al reconocimiento de los sujetos de estudio y al entrenamiento en la observación de la conducta.

Respecto al reconocimiento de los individuos, y tal como se refirió anteriormente, se utilizaron diversas características morfológicas y fisonómicas para identificar cada sujeto. Al final de esta fase todos los miembros de los dos grupos eran fácilmente reconocidos por el observador.

Con base en trabajos sobre la conducta social de la especie *A. palliata* (Carrera-Sánchez 1993, García 2001, Dias 2002) se definió el etograma para este estudio. Las categorías de comportamiento se dividieron en tres grupos: afiliación, agonismo, y conducta sexual. Las categorías consideradas dentro de la afiliación fueron: abrazar, acicalar, ceremonia de saludo, invitar al acicalamiento, invitar al juego, jugar, olfatear, tocar. Estas son interacciones con un carácter cohesivo y están asociadas a la permanencia voluntaria en proximidad por parte de los participantes. Los comportamientos agonísticos incluyeron: amenazar, atacar, desplazar, empujar, evitar, huir, luchar, morder, posición sumisa. Se definieron como conductas agonísticas de alta intensidad aquellas que podrán resultar en lesiones físicas (aproximación rápida, atacar, empujar, luchar, morder). Las conductas agonísticas son las que están asociadas a contextos de tensión para uno o ambos participantes. Las categorías de conducta sexual fueron: copular, invitar a copular, lengüetear, olfatear los genitales, presentar. Estas son conductas asociadas a la solicitud sexual y apareamiento. Asimismo, durante esta fase un registro preliminar de las distancias mantenidas entre los miembros de los grupos fue realizado.

VI.2. Registro sistemático de la conducta

De marzo a noviembre de 2004 se estudió la conducta de los machos de los dos grupos. En este trabajo se registraron solamente las interacciones sociales en que estuvieron involucrados los machos (como emisores o como receptores; las interacciones entre otras categorías de sexo y edad no fueron anotadas), las relaciones espaciales entre estos, y entre estos y las demás clases de sexo y edad.

Para registrar las interacciones sociales se utilizó el muestreo de conducta con un registro continuo para todas las categorías del etograma (Altmann 1974, Martin y Bateson 1993). Este tipo de muestreo fue adoptado debido a las bajas tasas de interacción que presentan los monos aulladores (Crockett y Eisenberg 1987). [El porcentaje medio de tiempo diario dedicado a interacciones sociales es de 1.3% en *A. palliata* ($N = 5$ estudios), frente a un 5.1% entre monos del Nuevo Mundo ($N = 36$ estudios) y a un 6.7% en el Orden ($N = 98$) (calculado a partir de los datos presentados por Sussman *et al.* (2005) en su Tabla 1.] Las categorías de conducta fueron registradas como eventos (frecuencias). Para cada interacción observada se registró la identidad del emisor y del receptor, y la conducta del emisor; cuando existió una respuesta por parte del receptor esta fue también anotada.

Respecto al estudio de las relaciones espaciales intragrupalas, se utilizó el muestreo animal-focal con un registro instantáneo. Durante períodos de una hora se observó a uno de los machos, y a cada 15 minutos se registraron las distancias a que se encontraban los otros individuos. Para este registro se consideraron las siguientes categorías de distancia: contacto, menos de un metro, de uno a cinco metros, de seis a 10 metros, más de 10 metros. También, en cada registro se anotó la presencia de un vecino más cercano, definido como cualquier individuo (i.e., todas las clases de sexo y edad) que se hallase a menos de cinco metros del focal. Cuando el focal permaneció fuera de observación en dos registros – consecutivos o alternados – la sesión se interrumpió y se inició un nuevo focal. La

elección de los focales en cada día de registro se realizó de forma oportunista; no obstante, y como sugerido por Wang y Milton (2003), para asegurar la independencia y representatividad de las muestras se consideraron los siguientes aspectos para la selección de los focales: en un periodo de cuatro horas el mismo individuo no fue observado más de dos veces (i.e. dos horas); si un individuo fue focal dos veces en una sesión de cuatro horas, las muestras estuvieron separadas por un periodo mínimo de una hora. Finalmente, en cada día de observación se anotó la presencia o ausencia de hembras receptivas en el grupo con base en la ocurrencia de conductas proceptivas y/o sexuales.

VI.3. Organización de los datos y análisis

A lo largo de los nueve meses de registros sistemáticos de la conducta se observaron a los dos grupos durante un total de aproximadamente 732 horas. El seguimiento de un calendario preprogramado de observaciones fue imposibilitado por varios factores, resultando en diferencias en los tiempos de observación entre los dos grupos y entre los machos. Así, el grupo Mt fue observado durante 361.25 horas, con un tiempo medio de observación por macho de $120 \pm 20.7h$, mientras que el grupo Rh fue observado durante 371.25 h, con una media por macho de $123.8 \pm 0.62 h$.

Para evaluar si la conducta de los machos varía temporalmente (hipótesis 3 de este trabajo; cf. Apartado IV.2.2.3), las observaciones fueron divididas en dos períodos. Esta división se realizó de manera a que para cada grupo se dispusiera de tiempos de observación equivalentes entre períodos, y que estos tiempos fueran además similares entre grupos en cada período. Así, el primer periodo incluye las observaciones realizadas entre marzo y julio, un total de 175.5 h para el grupo Mt y de 174.25 h para el grupo Rh. En el segundo, el grupo Mt fue observado durante 185.75 h y el grupo Rh durante 197 h.

Considerando el grado de variación descrito en los tiempos de observación por grupo y por macho, los datos fueron analizados como proporciones. De este modo se pudieron establecer comparaciones directas entre los diferentes niveles de análisis que se describen a continuación.

VI.3.1. Datos de las interacciones sociales

Para analizar las variaciones en las frecuencias de interacciones sociales entre los dos grupos y entre los machos. se calcularon tasas por sesión de observación, dividiendo el número de interacciones observadas durante cada sesión entre la duración de la misma (en horas). Una sesión se definió como cualquier período de observación en que se haya empleado el muestreo de conducta. Estas sesiones

correspondieron a los días en que se realizaron registros con los grupos, y su duración media fue de 6.6 ± 1.59 h en el grupo Mt, y de 6.88 ± 1.92 h para el grupo Rh.

Las relaciones de dominancia entre los machos de cada grupo fueron estudiadas a través de tres indicadores. En el primero, con base en la frecuencia de interacciones agonísticas vencidas (aquellas en que uno de los machos se somete) de cada macho se calculó el Índice de David (Gammel *et al.* 2003). Este índice fue utilizado porque resulta en la obtención de una medida directa del éxito de cada individuo en sus relaciones diádicas, pero también respecto a las relaciones de poder entre todos los machos del grupo. Para un determinado macho i la proporción de interacciones vencidas frente a un individuo j (P_{ij}) es el número de veces que i vence j (α_{ij}) entre el número total de interacciones agonísticas que ocurrieron entre los dos individuos (n_{ij}); entonces $P_{ij} = \alpha_{ij} / n_{ij}$. La proporción de interacciones perdidas por i frente a j es $P_{ji} = 1 - P_{ij}$. El índice de dominancia para el individuo i calcula utilizando la siguiente fórmula:

$$ID_i = w + w_2 - I - I_2$$

en que w representa la suma de los valores P_{ij} del individuo i , w_2 representa la suma de los valores w de los individuos con quien i interactuó, I representa la suma de los valores P_{ji} del individuo i , y I_2 representa la suma de los valores I de los machos con quien i interactuó (de Vries 1998; Gammell *et al.* 2003). Los valores de este índice permiten ordenar a los individuos en una jerarquía de dominancia.

En el segundo, se calcularon las diferencias de rango entre los machos de cada grupo restando los valores del índice de David de cada individuo. En el tercero, se calculó el índice de consistencia direccional para las interacciones agonísticas vencidas dentro de cada díada (van Hooff y Wensing 1987):

$$CD = \frac{A - B}{A + B}$$

en que el índice de consistencia direccional (*CD*) para una díada corresponde al número de interacciones vencidas por el individuo con mayor número de victorias (*A*), menos el número de interacciones vencidas por el individuo con menos victorias (*B*), entre el número total de interacciones establecidas entre los dos individuos. Este índice varía entre 0 (intercambio similar de interacciones entre los dos individuos) y 1 (unidireccionalidad completa).

VI.3.2. Datos de las relaciones espaciales

Las relaciones espaciales entre los machos y entre los machos y las demás clases de sexo y edad, se estudiaron a través del cálculo de un índice de proximidad y del análisis de la presencia de un vecino más cercano. El índice de proximidad se basó en la siguiente fórmula:

$$IP = (X1 * 1) + (X2 * 0.5) + (X3 * 0.25) + (X4 * 0.125) + (X5 * 0.0625) + (X6 * 0.03125)$$

en que el índice de proximidad (*IP*) de un determinado macho corresponde al sumatorio de las frecuencias de observación de los otros machos en cada categoría de distancia (*X1* a *X6*). Las frecuencias de cada categoría (*cf.* Apartado VI.2) fueron multiplicadas por un factor de ponderación cuya asignación partió de la asunción de que mayor proximidad implica mayor tolerancia entre los machos. De este modo, los valores de ponderación decrecieron de las categorías de mayor proximidad a las de mayor distanciamiento, por lo que machos que estén más cercanos a otros machos presentarán índices más altos. Este índice fue aplicado a cada registro instantáneo, y varió entre dos (los otros dos machos estuvieron en contacto con el focal) y 0.0625 (los dos machos estuvieron a más de 15 m del focal). Para verificar la existencia de diferencias entre díadas de machos en

términos de proximidad, se aplicó el índice descrito anteriormente pero considerando solamente las frecuencias de los miembros de cada díada. En este cálculo el índice varió entre uno (los individuos estuvieron en contacto) y 0.03125 (los individuos estuvieron a más de 15 m).

Para estudiar la centralidad espacial de los machos en los grupos se anotó la presencia de un VMC, definido como cualquier individuo que en un registro se encontrara a una distancia igual o inferior a cinco metros del animal focal. Para cada periodo focal se calculó la proporción de registros en que el animal focal tuvo como VMC a otros machos, a hembras, a inmaduros o no tuvo ningún VMC.

VI.3.3. Análisis estadísticos

Para todos los análisis se utilizaron pruebas estadísticas no-paramétricas.

En la determinación de diferencias entre grupos en los indicadores de las relaciones sociales de los machos, se utilizó la prueba de Mann-Whitney (muestras independientes). Para comparar a los tres machos de cada grupo entre sí, se utilizó el análisis de variancia de Friedman para muestras dependientes. Para analizar la presencia de cambios entre periodos en las variables dependientes, diferencias entre la emisión y recepción de las conductas en los grupos, y de diferencias entre periodos para cada individuo en las características sociales y espaciales, se aplicó el análisis de Wilcoxon para muestras dependientes.

Finalmente, para comparar las díadas dentro cada grupo en cuanto a la frecuencia con que los machos fueron VMC entre sí, se utilizó la prueba de chi-cuadrada para frecuencias esperadas desiguales, ya que las díadas presentaron diferencias en cuanto al número de registros instantáneos en que fueron observadas. Para el cálculo de las frecuencias esperadas se siguió el siguiente procedimiento: (1) se sumó la frecuencia total de registros en que los machos

fueron VMC entre si; (2) se dividió ese valor entre el número total de registros instantáneos de todas las díadas; (3) la frecuencia esperada para una díada resultó de la multiplicación de este valor por el número de registros instantáneos en que los machos de esa díada fueron observados.

El umbral máximo considerado para la significancia de las pruebas fue de $\alpha = 0.05$, y todos los análisis se realizaron con el software Statistica 6.0 (StatSoft Inc. 2001).

Resultados

VII. Hipótesis 1 y 2

VII.1. Interacciones sociales

VII.1.1. Interacciones afiliativas

VII.1.1.1. Interacciones afiliativas entre machos

La tasa de interacciones afiliativas en que participaron los machos del grupo Mt (0.454/h) fue ligeramente inferior a la de los machos de Rh (0.566/h) (Mann-Whitney $z = 0.532$, $p > 0.05$). Considerando solamente las interacciones entre machos, la tasa de interacciones afiliativas fue igual en los dos grupos (0.06/h) (Mann-Whitney $z = 0.529$, $p > 0.05$; Figura 7.1).

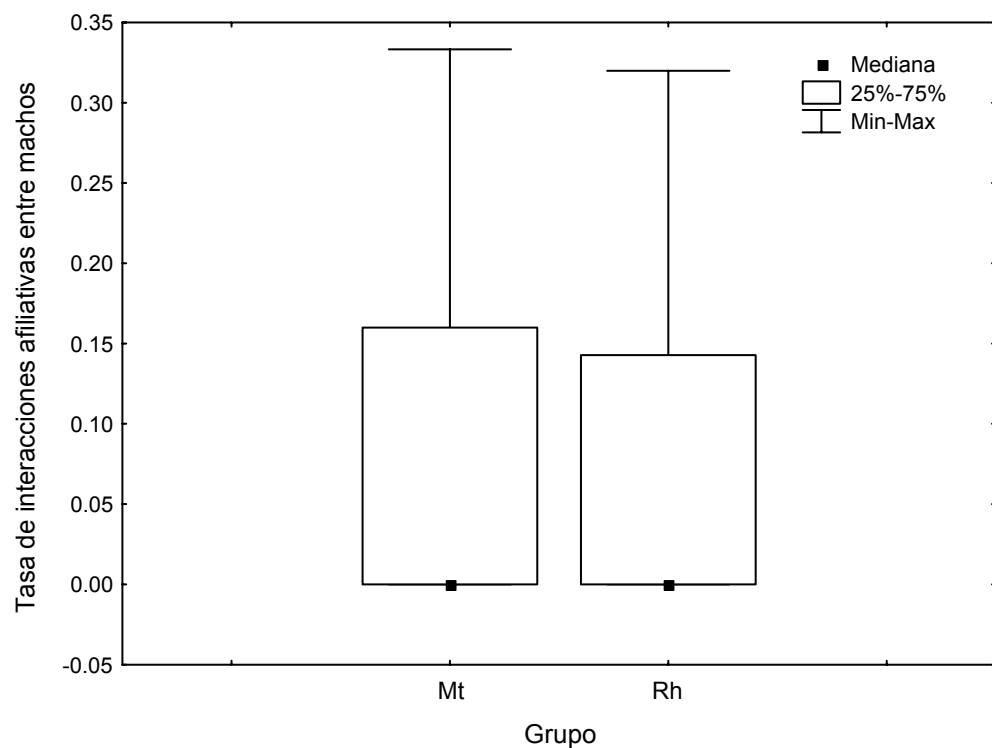


Figura 7.1. Comparación de las tasas de interacciones afiliativas totales (a) y entre machos (b) entre los dos grupos de estudio.

En los dos grupos todas las conductas de tipo afiliativo establecidas entre los machos correspondieron a la ceremonia de saludo.

Tabla VIII. Frecuencias de emisión (columnas) y recepción (filas) de la ceremonia de saludo por los machos en los dos grupos.

	Grupo Mt		
	Mt1	Mt2	Mt3
Mt1	–	0	3
Mt2	2	–	13
Mt3	1	2	–

	Grupo Rh		
	Rh1	Rh2	Rh3
Rh1	–	7	5
Rh2	4	–	1
Rh3	2	2	–

Como se puede observar en la Tabla VIII, la variación en las frecuencias de participación de los machos en la ceremonia de saludo fue superior en Mt. En Mt, y al contrario de Rh, existieron diferencias significativas entre los machos en la emisión (Friedman ANOVA χ^2 (55, 2) = 9.579, $p < 0.01$) y en la recepción (Friedman ANOVA χ^2 (55, 2) = 12.737, $p < 0.005$) de esta conducta. En este lugar, Mt2 inició la conducta en un mayor número de ocasiones (71.4%), mientras que Mt3 fue el receptor más frecuente (76.2%).

VII.1.2. Interacciones agonísticas

VII.1.2.1. Interacciones agonísticas entre machos

La tasa de interacciones agonísticas entre los machos del grupo Mt (0.439/h) fue significativamente superior a la de los machos de Rh (0.215/h) (Mann-Whitney $z = 2.898$, $p < 0.01$; Figura 7.2). Esta diferencia se reflejó igualmente en frecuencias más altas de emisión (Mann-Whitney $z = 2.741$, $p < 0.01$) y de recepción (Mann-Whitney $z = 2.851$, $p < 0.01$) de estas conductas en Mt.

En el grupo Mt los machos emitieron y recibieron frecuencias significativamente diferentes de conductas agonísticas (emisión: Friedman ANOVA χ^2 (55, 2) = 18.898, $p < 0.001$; recepción: Friedman ANOVA χ^2 (55, 2) = 15.215, $p < 0.001$). Estas diferencias se asociaron a la mayor emisión del macho Mt1 y mayor recepción del macho Mt3. En el grupo Rh se verificó la misma tendencia (emisión: Friedman ANOVA χ^2 (54, 2) = 15.848, $p < 0.001$; recepción: Friedman ANOVA χ^2 (54, 2) = 15.01, $p < 0.001$). En este grupo, el macho Rh2 fue el que emitió más conductas agonísticas hacia otros machos, mientras que Rh1 fue el macho que más agonismo recibió.

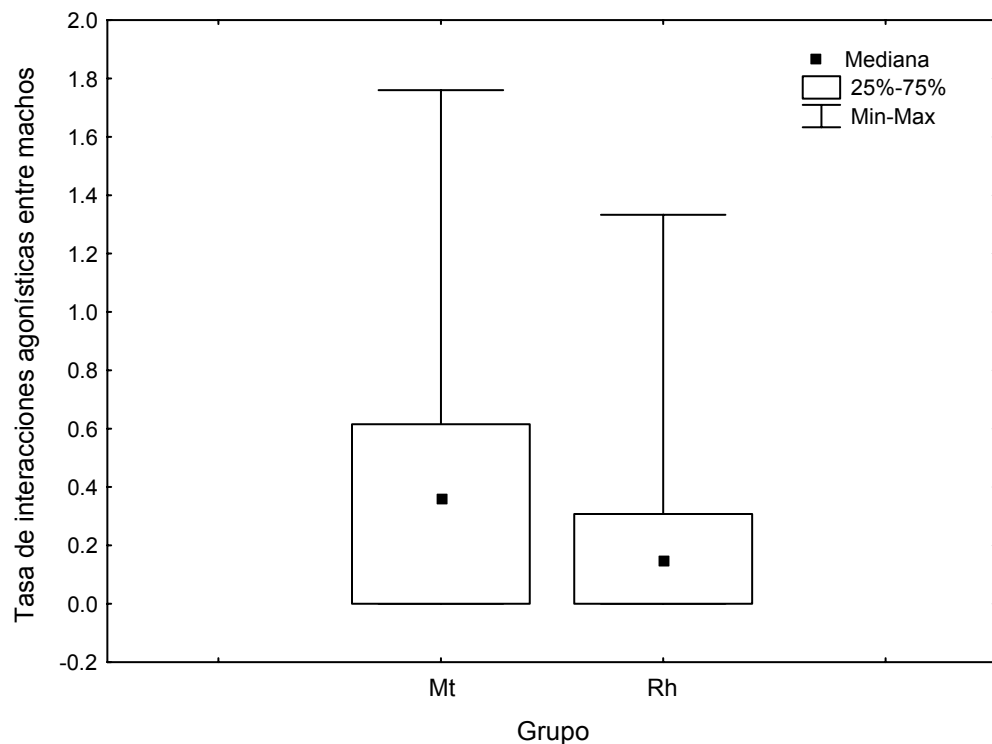


Figura 7.2. Comparación entre los dos grupos de estudio de las tasas de interacciones agonísticas totales entre machos.

Las interacciones agonísticas más frecuentes entre los machos en los dos lugares fueron la amenaza, la aproximación-desplazamiento y evitar;

representando el 93.2% del total de conductas agonísticas entre los machos de Mt, y el 96.2% en los machos de Rh. Sin embargo, mientras que en Mt la amenaza fue la conducta más frecuente (52.03%), en Rh la aproximación-desplazamiento tuvo mayor número de registros (46.2%).

VII.1.2.2. Agonismo intenso entre machos

El resultado anterior indica que en general la ocurrencia de interacciones agonísticas de alta intensidad entre los machos fue baja en ambos grupos. Sin embargo, en Mt la tasa de interacciones agonísticas intensas en que participaron los machos fue superior a la de Rh (Mt: 0.028/h, Rh: 0.003/h). En Rh la única conducta de este tipo que se observó fue una aproximación rápida entre dos machos.

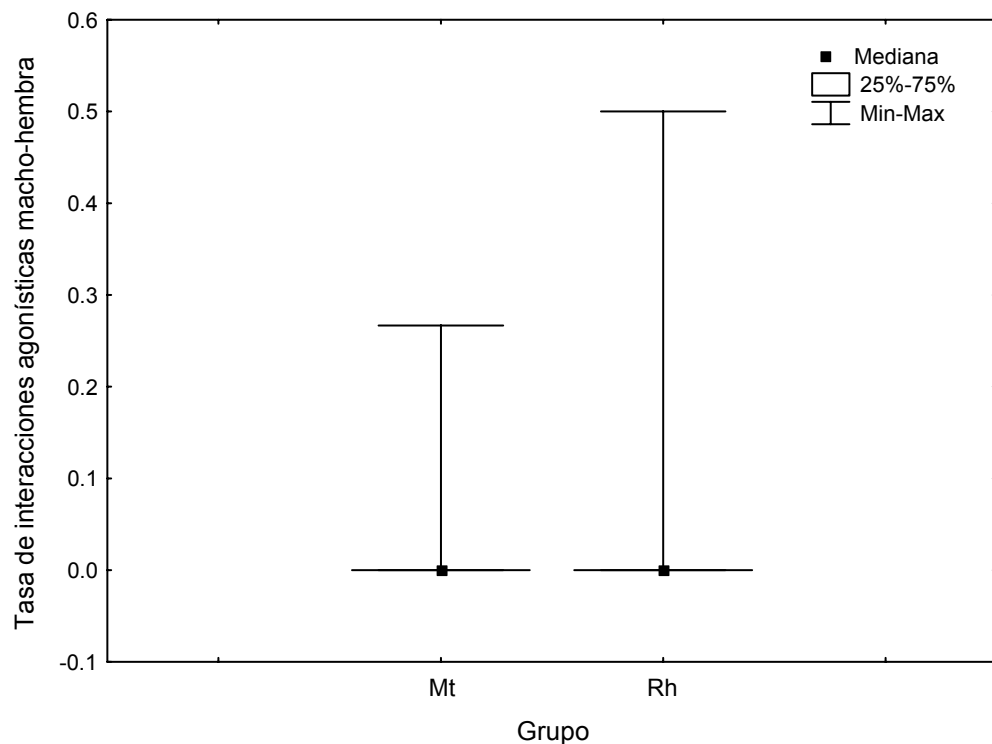


Figura 7.3. Comparación entre los dos grupos de estudio de las tasas de interacciones agonísticas dirigidas por los machos a las hembras.

VII.1.2.3. Interacciones agonísticas emitidas hacia las hembras

En general los machos interactuaron muy poco agonísticamente con las hembras (Mt: 0.025/h; Rh: 0.046/h), y no existieron diferencias entre los dos grupos en este aspecto (Mann-Whitney $z = 0.674$, $p > 0.05$; Figura 7.3). En los dos lugares las interacciones agonísticas entre machos y hembras tomaron casi siempre la forma de conductas de regulación espacial (evitar, aproximación-desplazamiento, suplantar; Mt: 87.5%, Rh: 53%) o de apaciguamiento (posición sumisa, cara de miedo, Rh: 18%). También, en los dos grupos las hembras mostraron subordinación hacia los machos en todas las interacciones de este tipo.

VII.1.2.4. Jerarquías de dominancia

Con base en la frecuencia de interacciones agonísticas que cada individuo venció a lo largo del estudio, se calcularon los rangos jerárquicos de los machos. En el caso del grupo Mt, el macho Mt2 fue el macho alfa, Mt1 el macho beta, y Mt3 el macho gamma (Tabla IX). En el grupo Rh, Rh2 fue alfa, Rh3 beta y Rh1 gamma (Tabla X).

Tabla IX. Resultados del cálculo de los rangos jerárquicos de los machos del grupo Mt con base en el índice de David (ID). Se indican las frecuencias y la proporción de victorias del individuo en sus interacciones agonísticas dentro de la diada (entre paréntesis). La distancia jerárquica entre los diferentes machos aparece abajo a la derecha.

	Mt1	Mt2	Mt3	W	W_2	ID	Rango
Mt1	*	7 (0.32)	36 (0.84)	1.155	0.879	-0.899	β
Mt2	15 (0.68)	*	9 (0.60)	1.282	1.125	0.845	α
Mt3	7 (0.16)	6 (0.4)	*	0.563	0.701	-1.312	γ
I	0.845	0.718	1.437		$\alpha - \beta$	$\alpha - \gamma$	$\beta - \gamma$
I_2	2.090	0.844	1.138		1.745	2.157	0.412

Es sin embargo importante notar que en los dos grupos las frecuencias de interacciones agonísticas fueron bajas, por lo que en algunas diadas la diferencia entre las interacciones vencidas y perdidas es muy reducida (ej. Mt: Mt2-Mt3, Rh:

Rh1-Rh3). En otras díadas existió una diferencia clara en la proporción de agonismo vencido por uno de los machos (ej. Mt: Mt1-Mt3, Rh: Rh2-Rh3).

Entre los machos de Rh las relaciones jerárquicas fueron más marcadas que en Mt. En este sentido, no sólo el índice de consistencia en las relaciones jerárquicas fue más alto en ese lugar (Mt: 0.5, Rh: 0.63), como las diferencias entre los rangos de los machos fueron mayores (*cf.* Tablas IX y X).

Tabla X. Resultados del cálculo de los rangos jerárquicos de los machos del grupo Rh con base en el índice de David (ID). Se indican las frecuencias y la proporción de victorias del individuo en sus interacciones agonísticas dentro de la díada (entre paréntesis). La distancia jerárquica entre los diferentes machos aparece abajo a la derecha.

	Rh1	Rh2	Rh3	W	W_2	ID	Rango
Rh1	*	5 (0.16)	5 (0.46)	0.616	0.544	-2.359	γ
Rh2	26 (0.84)	*	12 (1.00)	1.839	1.062	2.516	α
Rh3	6 (0.55)	0 (0.000)	*	0.545	0.336	-1.364	β
I	1.384	0.161	1.455		$\alpha - \beta$	$\alpha - \gamma$	$\beta - \gamma$
I_2	2.135	0.223	0.790		3.880	4.875	0.995

VII.1.3. Diferencias entre machos en el acceso a hembras receptivas

En el grupo Mt solamente se observaron apareamientos en tres sesiones de registro, y solamente dos machos se aparearon con hembras, Mt2 (dos sesiones con dos hembras diferentes, H3 y H4) y Mt1 (una sesión con una hembra, H1). El apareamiento de Mt1 ocurrió fuera del grupo, mientras que Mt2 estableció un consorcio dentro y otro fuera del grupo. En ningún caso se observaron interferencias en las actividades sexuales entre los machos, nunca dos machos se aparearon con la misma hembra en el mismo día, y nunca se observaron indicios de receptividad en dos o más hembras en el mismo día.

De igual manera, en Rh uno de los machos, Rh3, nunca se apareó con las hembras. Rh1 estableció consorcios (y se apareó) con la misma hembra (H3) en

dos ocasiones, y la pareja permaneció fuera del grupo en ambas. Rh2 se apareó con la misma hembra (H2) en cuatro sesiones diferentes, ocurriendo las actividades sexuales dentro del grupo en dos ocasiones, y fuera en otras dos. Tal como en Mt, nunca se observaron interferencias entre los machos durante las actividades sexuales, nunca dos machos se aparearon con dos hembras en el mismo día, y nunca se observaron dos o más hembras receptivas en el mismo día.

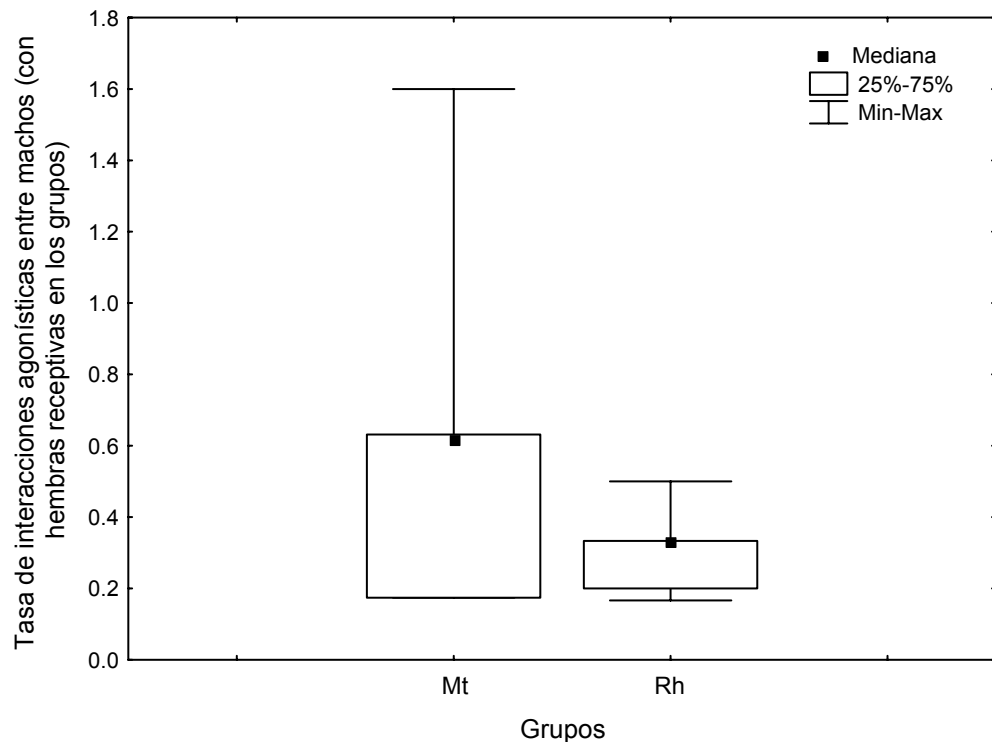


Figura 7.4. Comparación entre los dos grupos de estudio de las tasas de interacciones agonísticas entre machos cuando existieron hembras receptivas en los grupos.

En los dos lugares las frecuencias de interacciones agonísticas establecidas entre machos fueron más altas cuando existieron hembras receptivas en el grupo que en otros momentos (Mt con hembras receptivas: 0.639/h, sin hembras receptivas: 0.422/h; Rh con hembras receptivas: 0.307/h, sin hembras receptivas: 0.205/h). No obstante, solamente en Rh estas diferencias fueron significativas

(Mann-Whitney $z = 2.047$, $p < 0.05$). También, las tasas de agonismo entre los machos con hembras receptivas presentes no se diferenciaron significativamente entre los dos grupos (Mann-Whitney $z = 0.946$, $p > 0.05$; Figura 7.4).

VII.2. Relaciones espaciales

VII.2.1. Proximidad entre machos

El índice de proximidad espacial fue más alto en el grupo Mt, indicando que estos machos estuvieron más cercanos entre si que los de Rh (Mt: 0.115, Rh: 0.099) (Mann-Whitney $z = 8.524$, $p < 0.001$; Figura 7.5).

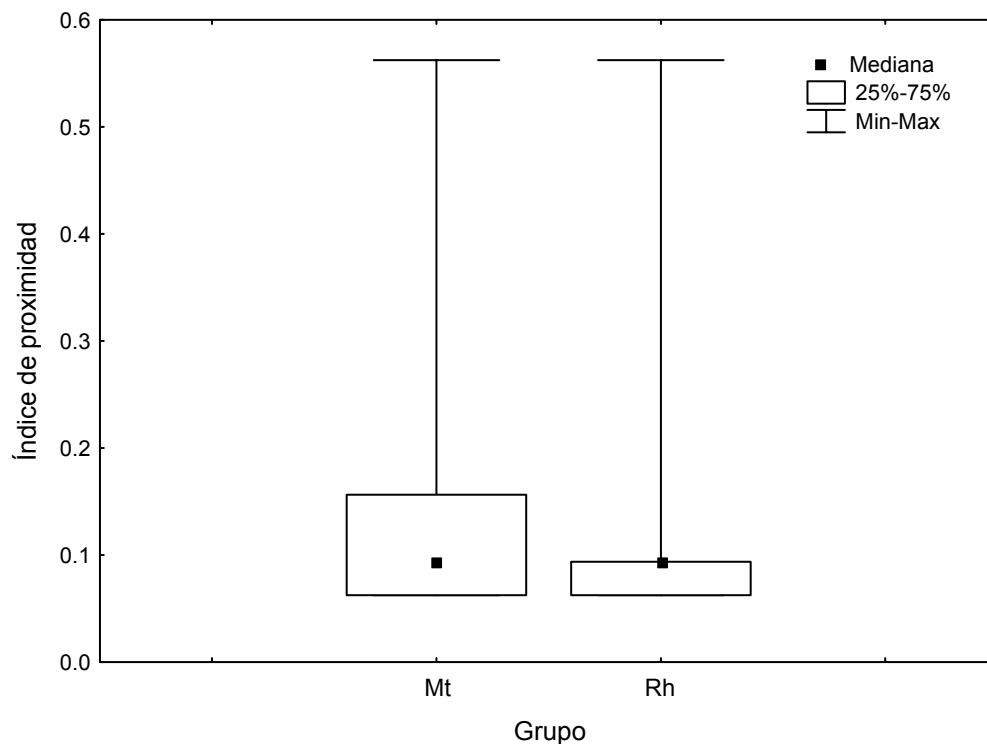


Figura 7.5. Comparación entre los dos grupos de estudio de los índices de proximidad entre machos.

En Mt existieron diferencias entre machos en la proximidad mantenida con otros machos (Friedman ANOVA $\chi^2 (393, 2) = 10.992$, $p < 0.01$). Mt2 fue el macho con un valor más alto para el índice de proximidad, mientras que Mt3 presentó el menor. En Rh los machos no se diferenciaron en este aspecto (Friedman ANOVA $\chi^2 (492, 2) = 2.003$, $p > 0.05$). Asimismo, en los dos grupos se registraron

diferencias en los índices de proximidad entre díadas, aunque estas fueron menos marcadas en Rh. En Mt la díada Mt1-Mt3 presentó niveles de asociación menores que las demás díadas (Friedman ANOVA χ^2 (842, 2) = 33.242, $p < 0.001$), y en Rh la díada Rh1-Rh2 presentó igualmente menor asociación (Friedman ANOVA χ^2 (982, 2) = 12.326, $p < 0.01$) (Tabla XI).

Tabla XI. Índices de proximidad (medios) totales y diádicos de los dos grupos.

Índice de proximidad	
Grupo Mt	
Mt1-Mt2	0.060
Mt1-Mt3	0.051
Mt2-Mt3	0.064
Total	0.058
Grupo Rh	
Rh1-Rh2	0.047
Rh1-Rh3	0.052
Rh2-Rh3	0.051
Total	0.050

Respecto a la proporción de registros en que cada macho tuvo a los demás machos como VMC (vecino más cercano), en los dos lugares no existieron diferencias significativas entre los individuos (Mt: Friedman ANOVA χ^2 (21, 2) = 2.282, $p > 0.05$, Figura 7.6a; Rh: Friedman ANOVA χ^2 (24, 2) = 7.303, $p > 0.05$, Figura 7.7a). Sin embargo, en Mt el macho Mt2 tuvo como VMC a otro macho en el 9.7% de los registros, mientras que para Mt1 y Mt3 los porcentajes fueron bastante inferiores, 3.9% y 5.4% respectivamente. En Rh el macho Rh3 tuvo a los otros machos como VMC en un porcentaje muy bajo de los registros, 1%, mientras que Rh1 y Rh2 presentaron valores más altos y similares, 5.2% y 4.5% respectivamente. Solamente en Mt existieron diferencias entre díadas en el número de registros en que los machos fueron VMC entre si (Mt: χ^2 = 39.981, $p < 0.001$; Rh: χ^2 = 1.170, $p > 0.05$). En Mt la díada Mt2-Mt3 presentó valores muy altos respecto a las demás.

La proporción de registros en que los machos tuvieron a otros machos como VMC fue más alta en Mt (Mann-Whitney $z = 3.107$, $p < 0.001$).

VII.2.1.1. Influencia de la presencia de hembras receptivas

En los dos lugares las relaciones de proximidad entre los machos no variaron entre sesiones de acuerdo con la presencia o ausencia de hembras receptivas en los grupos (Mt: Mann-Whitney $z = 1.524$, $p > 0.05$; Rh: Mann-Whitney $z = 1.515$, $p > 0.05$).

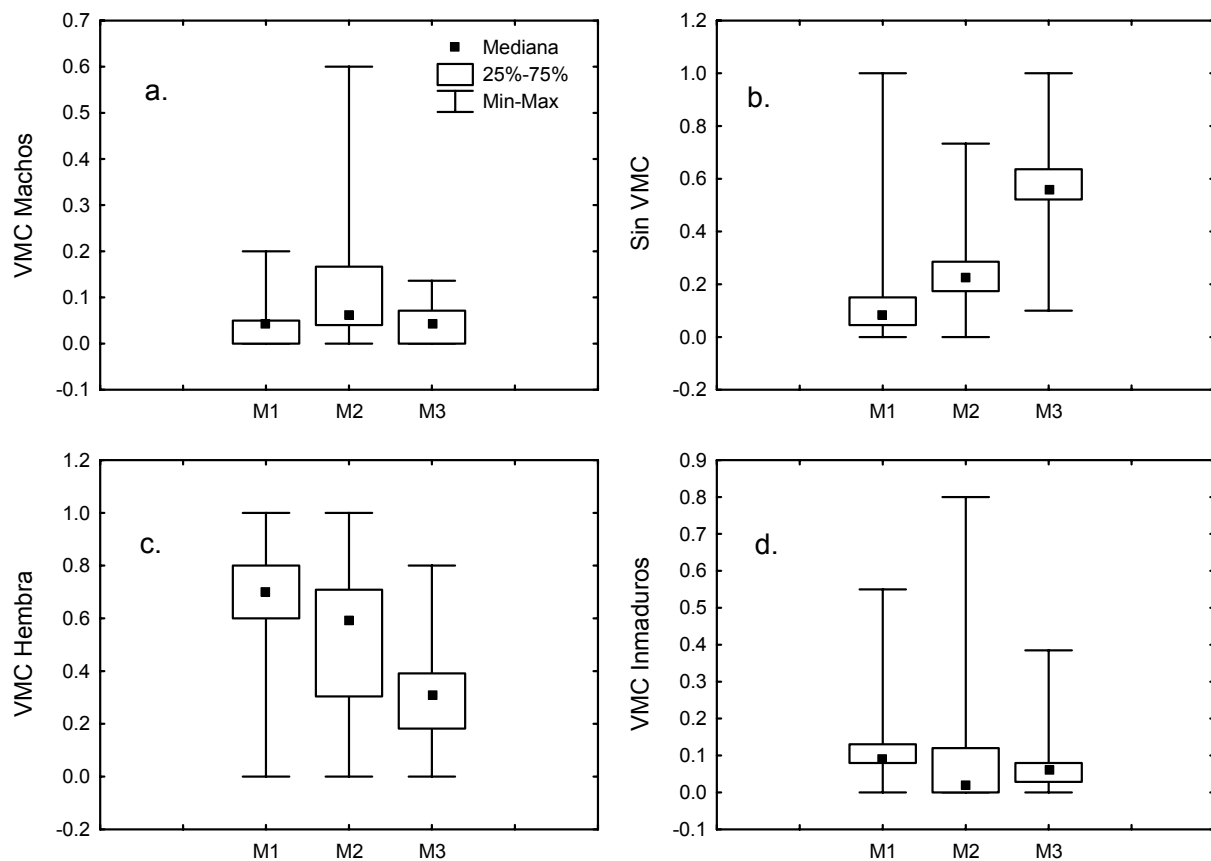


Figura 7.6. Comparación entre los machos del grupo Mt de las proporciones de VMC machos (a), sin VMC (b), hembras (c) e inmaduros (d).

VII.2.2. Centralidad espacial en el grupo

En el grupo Mt los machos Mt1 y Mt2 tuvieron a un VMC en una mayoría de registros (Mt1: 88.5%, Mt2: 73.3%), mientras que Mt3 no tuvo normalmente ningún VMC (59.8%) (Friedman ANOVA χ^2 (21, 2) = 27.219, $p < 0.001$; Figura 7.6b). Por otro lado, cuando existió un VMC éste fue normalmente hembra (en vez de macho o inmaduro), una tendencia que se verificó para todos los machos (Mt1: Friedman ANOVA χ^2 (21, 2) = 30.932, $p < 0.001$; Mt2: Friedman ANOVA χ^2 (22, 2) = 13.063, $p < 0.01$; Mt3: Friedman ANOVA χ^2 (25, 2) = 28.301, $p < 0.001$). Sin embargo, en este grupo los machos se distinguieron en cuanto a la frecuencia de VMC hembras e inmaduros. Así, en comparación con los otros machos Mt3 tuvo una frecuencia inferior de VMC hembra, mientras que Mt1 presentó más registros para VMC hembra e inmaduros (VMC hembra: Friedman ANOVA χ^2 (21, 2) = 14.121, $p < 0.001$ [Figura 7.6c]; VMC inmaduro: Friedman ANOVA χ^2 (21, 2) = 8.027, $p < 0.05$ [Figura 7.6d]); Mt2 presentó valores intermedios entre estos dos machos.

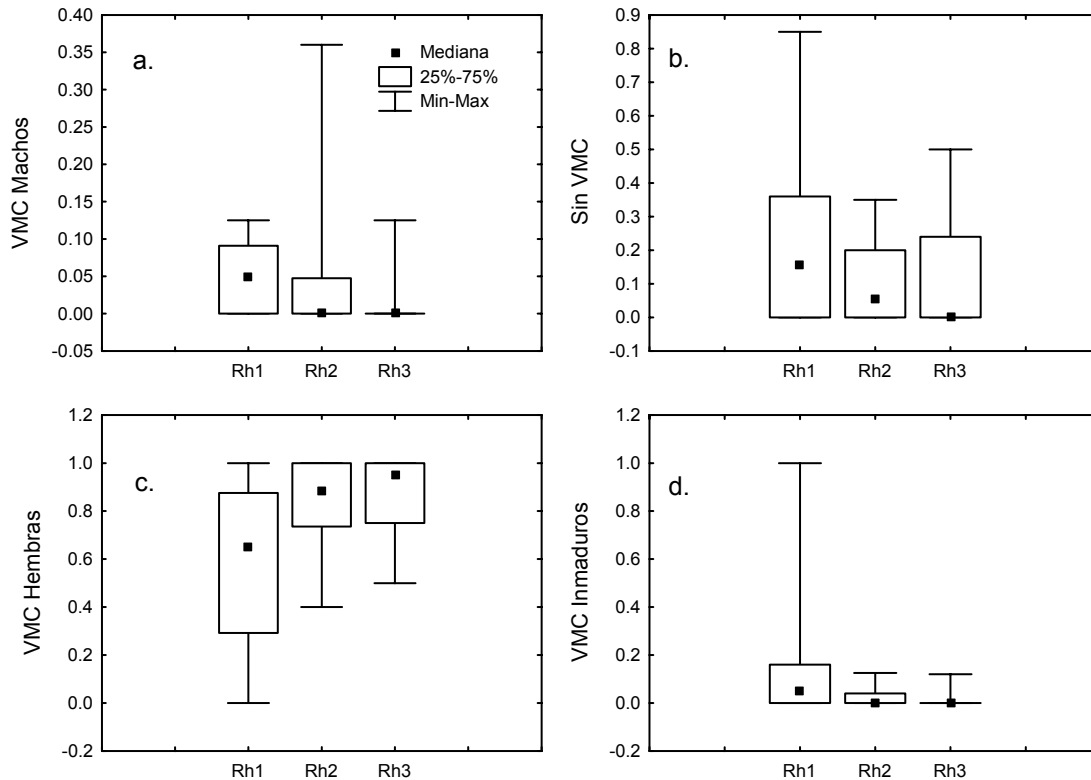


Figura 7.7. Comparación entre los machos del grupo Rh de las proporciones de VMC machos (a), sin VMC (b), hembras (c) y inmaduros (d).

En Rh todos los machos tuvieron a un VMC en una mayoría de registros (Rh1: 72.8%, Rh2: 89.8%, Rh3: 88.2%; Figura 7.7b), aunque el menor registro de Rh1 resultó significativo en la comparación de este parámetro entre machos (Friedman ANOVA χ^2 (24, 2) = 6.152, $p < 0.05$). De manera similar a Mt, en Rh los machos privilegiaron a VMC hembras (Rh1: Friedman ANOVA χ^2 (27, 2) = 28.637, $p < 0.001$; Rh2: Friedman ANOVA χ^2 (24, 2) = 42.244, $p < 0.001$; Rh3: Friedman ANOVA χ^2 (25, 2) = 46.9, $p < 0.001$). También, en comparación con los otros machos, en este grupo Rh1 tuvo a VMC hembra en una menor proporción de registros (Friedman ANOVA χ^2 (24, 2) = 17.802, $p < 0.001$; Figura 7.7c) pero a VMC inmaduros más frecuentemente (Friedman ANOVA χ^2 (24, 2) = 18.392, $p < 0.001$; Figura 7.7d).

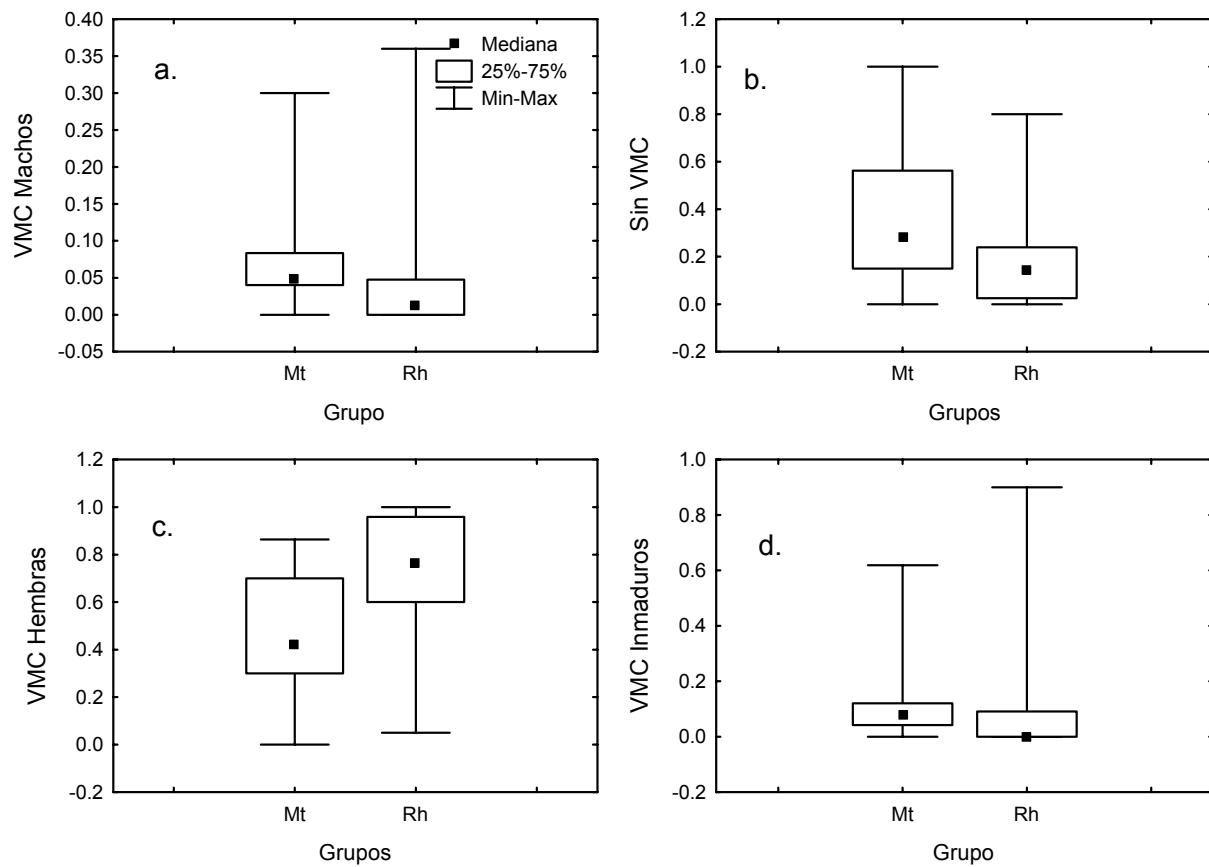


Figura 7.8. Comparación entre los dos grupos de las proporciones de VMC machos (a), sin VMC (b), hembras (c) e inmaduros (d).

Finalmente, en comparación con Rh en Mt la proporción de registros en que los machos fueron observados sin VMC (Mann-Whitney $z = 4.049$, $p < 0.001$) y con VMC inmaduros (Mann-Whitney $z = 3.708$, $p < 0.001$) fue mayor, mientras que la proporción de registros con VMC hembra fue menor (Mann-Whitney $z = 4.855$, $p < 0.001$) (Figura 7.8).

VIII. Hipótesis 3

VIII.1. Interacciones sociales

VIII.1.1. Interacciones afiliativas

VIII.1.1.1. Interacciones afiliativas entre machos

En los dos grupos las tasas de interacciones afiliativas en que participaron los machos disminuyeron del primer al segundo período de estudio (Mt: P1 0.548/h, P2 0.361/h; Rh: P1 0.770/h, P2 0.370/h. Sin embargo, estos cambios no resultaron significativos en ninguno de los grupos (Mt: Wilcoxon 0.760, $p > 0.05$; Rh: Wilcoxon 1.962, $p > 0.05$). En las comparaciones entre los dos grupos en los dos períodos no se encontraron diferencias en este indicador (P1: Mann-Whitney $z = 1.144$, $p > 0.05$; P2: Mann-Whitney $z = 0.902$, $p > 0.05$), aunque se nota una ligera disminución en el valor estadístico en P2 que concuerda con la existencia de menores diferencias entre los dos grupos en el segundo período.

De igual modo, no se encontraron diferencias en la afiliación entre machos ni dentro de los grupos en los dos períodos (Mt: Wilcoxon 0.671, $p > 0.05$; Rh: Wilcoxon 1.289, $p > 0.05$), ni entre los grupos en cada periodo (P1: Mann-Whitney $z = 1.195$, $p > 0.05$; P2: Mann-Whitney $z = 0.552$, $p > 0.05$; Figura 8.1). Sin embargo, es importante notar que en Mt la tasa de ceremonia de saludo disminuyó casi un 50% de P1 (0.080/h) a P2 (0.045/h), mientras que en Rh las tasas para esta conducta variaron apenas ligeramente (P1: 0.049, P2: 0.061).

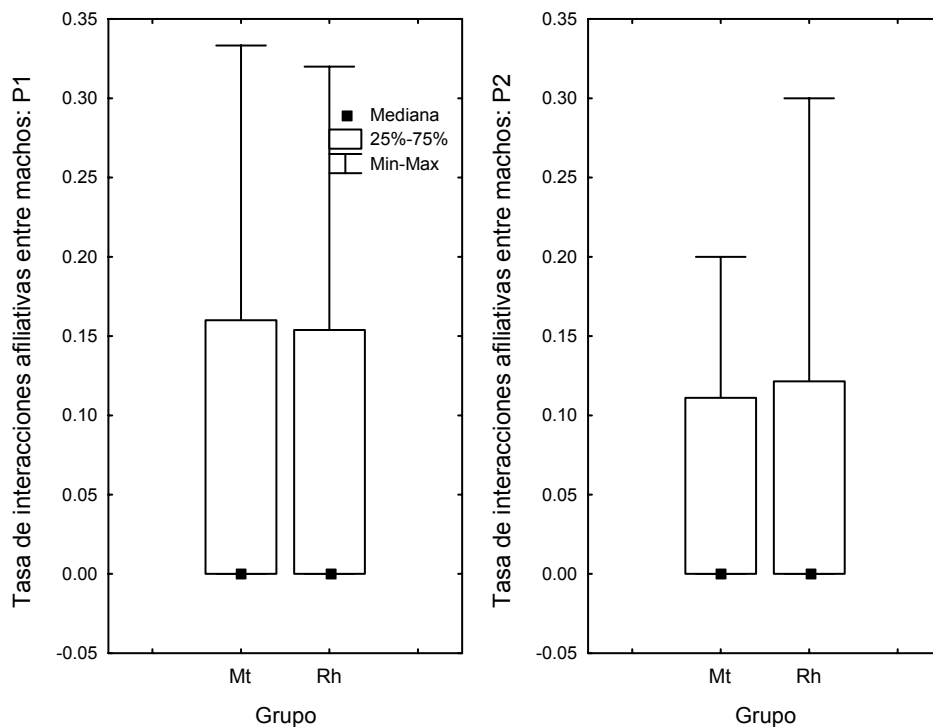


Figura 8.1. Comparación entre los dos grupos de las tasas de interacciones afiliativas entre machos en los dos períodos de estudio.

Respecto a la emisión y recepción de la ceremonia de saludo, en Mt no existieron diferencias entre machos en P1 (Friedman ANOVA $p > 0.05$ para las dos pruebas), pero en P2 tanto la emisión (Friedman ANOVA $\chi^2 (25, 2) = 8.857$, $p < 0.05$) como la recepción de esta conducta variaron entre machos (Friedman ANOVA $\chi^2 (25, 2) = 14.000$, $p < 0.05$). En este periodo Mt2 fue el emisor más frecuente y Mt3 el receptor más frecuente. Para estos dos machos las diferencias entre la emisión y recepción de la ceremonia de saludo fueron significativas en este período (Mt2: Wilcoxon 2.201, $p < 0.05$; Mt3: Wilcoxon 2.366, $p < 0.05$). Como se puede apreciar en la Tabla XII, en P2, Mt2 fue el emisor de más del 80% de esta conducta, mientras que Mt3 fue el único receptor durante este periodo.

Tabla XII. Frecuencias de emisión (columnas) y recepción (filas) de la ceremonia de saludo por los machos en los dos grupos en los dos períodos.

Grupo Mt							
P1				P2			
	Mt1	Mt2	Mt3		Mt1	Mt2	Mt3
Mt1	–	0	2	Mt1	–	0	1
Mt2	2	–	6	Mt2	0	–	7
Mt3	1	3	–	Mt3	0	0	–

Grupo Rh							
P1				P2			
	Rh1	Rh2	Rh3		Rh1	Rh2	Rh3
Rh1	–	4	1	Rh1	–	3	4
Rh2	0	–	1	Rh2	4	–	0
Rh3	1	2	–	Rh3	1	0	–

En el grupo Rh los machos no presentaron diferencias entre si, ni en la emisión ni en la recepción de la ceremonia de saludo en los dos períodos (Friedman ANOVA $p > 0.05$ para las cuatro pruebas). Sin embargo, en P1, dos machos presentaron diferencias en las frecuencias emitidas y recibidas. Así, Rh1 emitió significativamente más conductas que las que recibió (Wilcoxon 1.992, $p < 0.05$), mientras que Rh2 presentó la tendencia opuesta (Wilcoxon 2.023, $p < 0.05$) (Tabla XII).

VIII.1.2. Interacciones agonísticas

VIII.1.2.1. Interacciones agonísticas entre machos

La tasa de interacciones agonísticas entre machos fue significativamente más alta en Mt durante P1 (Mann-Whitney $z = 2.382$, $p < 0.01$), pero los dos grupos no se distinguieron en P2 (Mann-Whitney $z = 1.636$, $p > 0.05$). Esta diferencia parece deberse a una disminución en la ocurrencia de estas conductas en Mt (P1: 0.513/h, P2: 0.350/h), ya que en Rh las tasas fueron idénticas entre períodos (P1: 0.216/h, P2: 0.213/h). No obstante, es importante notar que en Mt las diferencias entre períodos no fueron significativas (Wilcoxon = 1.400, $p > 0.05$; Figura 8.2).

Estos cambios entre los grupos son evidentes, tanto al nivel de la emisión como de la recepción de agonismo entre los machos. Así, mientras que en P1 tanto la emisión como la recepción de estas conductas se diferenció entre lugares (emisión: Mann-Whitney $z = 2.322$, $p < 0.05$; recepción: Mann-Whitney $z = 2.382$, $p < 0.01$), en P2 no existieron diferencias (emisión: Mann-Whitney $z = 1.479$, $p > 0.05$; recepción: Mann-Whitney $z = 1.584$, $p > 0.05$).

En el grupo Mt durante el periodo P1 existieron diferencias en la emisión de conductas agonísticas (Friedman ANOVA $\chi^2 (30, 2) = 6.480$, $p < 0.05$) sobre todo por las frecuencias más altas de Mt1, pero los machos no se distinguieron en términos de recepción (Friedman ANOVA $\chi^2 (30, 2) = 2.519$, $p > 0.05$). En P2, Mt3 presentó tasas de emisión muy bajas en comparación con los demás machos (Friedman ANOVA $\chi^2 (25, 2) = 13.962$, $p < 0.001$), y Mt2 recibió agonismo de otros machos en un número muy escaso de ocasiones (Friedman ANOVA $\chi^2 (25, 2) = 18.103$, $p < 0.001$). También, comparando las tasas de emisión y recepción de cada macho en cada periodo, mientras que en P1 ningún macho emitió significativamente más agonismo del que recibió, en P2 los machos Mt1 y Mt2 emitieron proporciones superiores de agonismo (Mt1: Wilcoxon 1.890, $p < 0.05$; Mt2: Wilcoxon 2.191, $p < 0.05$), mientras que Mt3 presentó la tendencia opuesta (Wilcoxon 3.621, $p < 0.001$).

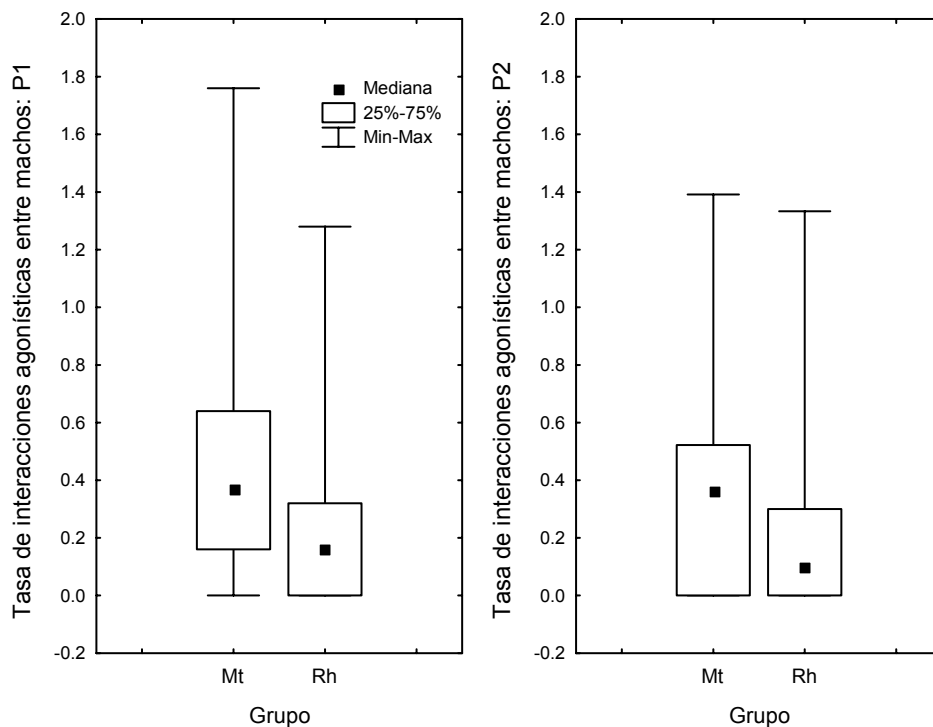


Figura 8.2. Comparación entre los dos grupos de las tasas de interacciones agonísticas entre machos en los dos períodos de estudio.

En Rh existieron igualmente diferencias entre machos en las tasas de emisión y recepción de agonismo en cada periodo. Durante P1, Rh3 fue un emisor poco frecuente de este tipo de conductas (Friedman ANOVA χ^2 (30, 2) = 6.151, $p < 0.05$), mientras que Rh2 casi nunca recibió agonismo (Friedman ANOVA χ^2 (30, 2) = 6.151, $p < 0.05$). En P2, las diferencias en emisión (Friedman ANOVA χ^2 (24, 2) = 11.128, $p < 0.01$) y recepción (Friedman ANOVA χ^2 (24, 2) = 8.604, $p < 0.05$) fueron sobre todo influenciadas por valores muy altos y bajos de Rh2, respectivamente. Finalmente, en este grupo Rh2 emitió más agonismo que el que recibió en los dos períodos (P1: Wilcoxon 2.072, $p < 0.05$; P2: Wilcoxon 1.196, $p < 0.05$), mientras que Rh3 recibió más del que emitió en P2 (Wilcoxon 2.666, $p < 0.01$).

VIII.1.2.2. Agonismo intenso entre machos

En el grupo Mt la expresión de agonismo intenso se restringió a P1: todas las interacciones se observaron durante ese periodo (0.06/h). En Rh la única interacción de este tipo observada ocurrió durante P2 (0.005/h).

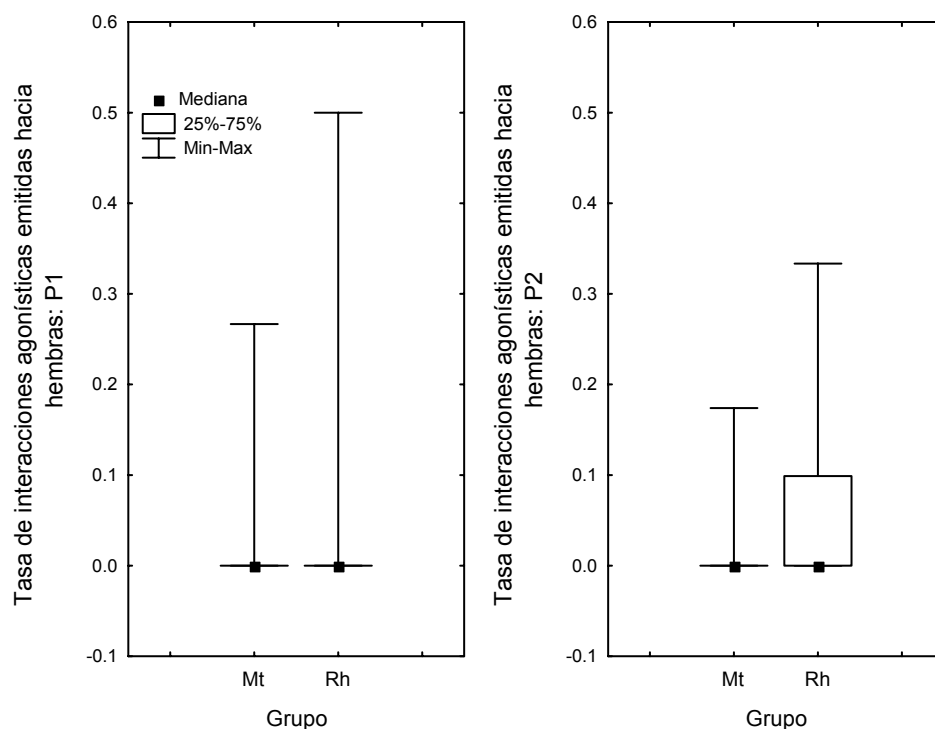


Figura 8.3. Comparación entre los dos grupos de las tasas de interacciones agonísticas dirigidas por los machos a las hembras en los dos periodos de estudio.

VIII.1.2.3. Interacciones agonísticas emitidas hacia las hembras

La tasa de interacciones agonísticas emitidas por los machos hacia las hembras no varió entre los grupos en los dos periodos (P1: Mann-Whitney $z = 0.773$, $p > 0.05$; P2: Mann-Whitney $z = 1.880$, $p > 0.05$; Figura 8.3). Las tasas en Mt disminuyeron de P1 a P2 (0.041/h, 0.010/h), mientras que en Rh fueron similares (P1: 0.042/h, 0.049/h).

VIII.1.2.4. Jerarquías de dominancia

En la Tabla XIII se representan las jerarquías de dominancia calculadas para el grupo Mt en los dos períodos. Como se puede observar, ocurrió una total reestructuración de las relaciones de rango de los machos de P1 a P2.

Tabla XIII. Resultados del cálculo de los rangos jerárquicos de los machos del grupo Mt con base en el índice de David (ID) en los dos períodos de estudio. Se indican las frecuencias y la proporción de victorias del individuo en sus interacciones agonísticas dentro de la díada (entre paréntesis). La distancia jerárquica entre los diferentes machos aparece abajo a la derecha.

P1							
	Mt1	Mt2	Mt3	W	W ₂	ID	Rango
Mt1	*	4 (0.33)	17 (0.71)	1.042	1.043	-0.845	γ
Mt2	8 (0.67)	*	2 (0.25)	0.917	0.955	-0.25	β
Mt3	7 (0.29)	6 (0.75)	*	1.042	0.991	0.125	α
I	0.958	1.083	0.958		$\alpha - \beta$	$\alpha - \gamma$	$\beta - \gamma$
I ₂	1.972	1.038	0.949		0.375	0.97	0.595
P2							
	Mt1	Mt2	Mt3	W	W ₂	ID	Rango
Mt1	*	3 (0.3)	19 (1.0)	1.3	0.51	-1.1	β
Mt2	7 (0.7)	*	7 (1.0)	1.7	0.91	2.1	α
Mt3	0 (0.0)	0 (0.0)	*	0	0	-3	γ
I	0.7	0.3	2		$\alpha - \beta$	$\alpha - \gamma$	$\beta - \gamma$
I ₂	2.21	0.21	1		3.2	5.1	1.9

Así, de P1 a P2 Mt3 cayó de la primera a la última posición, subiendo los dos otros machos un rango. Es importante notar que en P1 el macho Mt1 ganó una alta proporción de sus enfrentamientos con Mt3, y que su rango fue sobre todo influenciado por sus derrotas en varias interacciones con Mt2. Mt2 a su vez fue en ese momento subordinado frente a Mt3. En el segundo periodo, aunque la tasa de interacciones agonísticas vencidas no se modificó de manera importante (P1: 0.25/h, P2: 0.19/h), la direccionalidad de las relaciones de rango entre los machos fue más marcada, principalmente en el caso de Mt3 que nunca venció a los otros dos machos. Estas modificaciones se reflejaron en un aumento de las distancias jerárquicas entre todos los rangos. Asimismo, el índice de consistencia de las

relaciones jerárquicas se duplicó del primer al segundo periodo (P1: 0.41, P2: 0.83), indicando que las relaciones jerárquicas se clarificaron entre los machos hacia el final del estudio.

Tabla XIV. Resultados del cálculo de los rangos jerárquicos de los machos del grupo Rh con base en el índice de David (ID) en los dos periodos de estudio. Se indican las frecuencias y la proporción de victorias del individuo en sus interacciones agonísticas dentro de la día (entre paréntesis). La distancia jerárquica entre los diferentes machos aparece abajo a la derecha.

P1							
	Rh1	Rh2	Rh3	W	W ₂	ID	Rango
Rh1	*	3 (0.19)	2 (0.4)	0.588	0.707	-2.158	γ
Rh2	13 (0.81)	*	2 (0.4)	1.213	0.957	0.638	α
Rh3	3 (0.6)	3 (0.6)	*	1.2	1.08	0.6	β
I	1.413	0.788	0.8		$\alpha - \beta$	$\alpha - \gamma$	$\beta - \gamma$
I ₂	2.04	0.745	0.88		0.038	2.796	2.758
P2							
	Rh1	Rh2	Rh3	W	W ₂	ID	Rango
Rh1	*	2 (0.13)	3 (1.0)	1.133	0.249	-1.6	β
Rh2	13 (0.87)	*	10 (1.0)	1.867	0.982	2.6	α
Rh3	0 (0.0)	0 (0.0)	*	0	0	-3	γ
I	0.867	0.133	2		$\alpha - \beta$	$\alpha - \gamma$	$\beta - \gamma$
I ₂	2.116	0.116	1		4.2	5.6	1.4

En el grupo Rh ocurrieron igualmente cambios en las relaciones jerárquicas de los machos entre periodos (Tabla XIV). Aunque Rh2 mantuvo el rango alfa, Rh1 ascendió al rango beta lo que se debió sobre todo a la ausencia de interacciones vencidas por Rh3, no por un aumento del agonismo de Rh1. El macho alfa incrementó notablemente la frecuencia de interacciones agonísticas vencidas, contribuyendo a la manutención de las tasas entre periodos (P1: 0.149/h, P2: 0.141). En este grupo los cambios en los rangos de los machos resultaron en un aumento de las distancias jerárquicas del macho alfa respecto a los otros dos machos, mientras que la distancia entre el macho beta y gamma disminuyó. Estas alteraciones resultaron también en este grupo en el aumento del índice de

consistencia de las relaciones jerárquicas del primer (0.46) al segundo periodo (0.86).

VIII.1.4. Diferencias entre machos en el acceso a hembras receptivas

En los dos grupos todas las actividades sexuales ocurrieron durante el primer periodo de estudio. De este modo, no se pueden comparar los dos grupos en los dos períodos, por lo que los resultados descritos en el Apartado VII.1.4 corresponden a la totalidad de información disponible para este indicador.

VIII.2. Relaciones espaciales

VIII.2.1. Proximidad entre machos

Aunque los índices de proximidad espacial fueron muy similares entre los dos grupos en los dos períodos (Mt P1: 0.11, P2: 0.12; Rh P1: 0.098, P2: 0.1) la comparación de estos indica que los machos de Mt estuvieron más cercanos entre si (P1: Mann-Whitney $z = 6.682$, $p < 0.001$; P2: Mann-Whitney $z = 5.722$, $p < 0.001$; Figura 8.4).

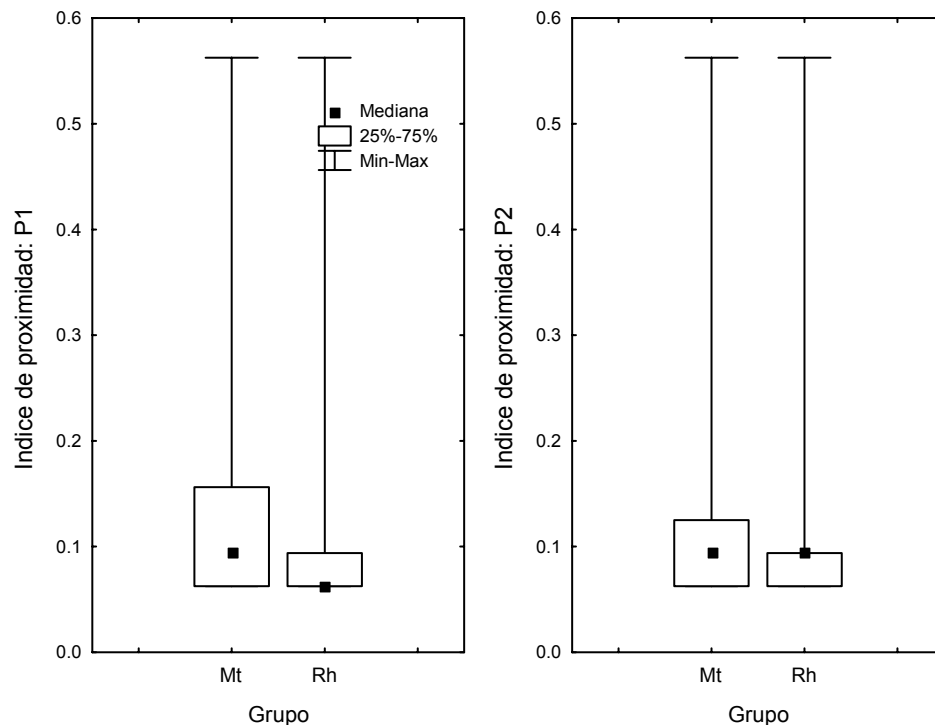


Figura 8.4. Comparación entre los dos grupos de los índices de proximidad entre machos en los dos períodos de estudio.

En Mt solamente existieron diferencias en los índices de proximidad de los machos en P1 (Friedman ANOVA $\chi^2 (215, 2) = 9.753$, $p < 0.01$; P2: Friedman ANOVA $\chi^2 (127, 2) = 3.597$, $p > 0.05$). En ese periodo Mt3 estuvo más separado de los otros dos machos. La situación fue similar en Rh, donde Rh1 presentó

índices menores en P1 (Friedman ANOVA χ^2 (199, 2) = 9.709, $p < 0.01$), no se registraron diferencias entre los machos en P2 (Friedman ANOVA χ^2 (234, 2) = 1.768, $p > 0.05$).

Las díadas de Mt presentaron diferencias en los niveles de asociación en los dos períodos (P1: Friedman ANOVA χ^2 (426, 2) = 39.437, $p < 0.001$; P2: Friedman ANOVA χ^2 (351, 2) = 74.020, $p < 0.001$). Estos resultados fueron influenciados por menor asociación que la esperada de Mt1-Mt3 en P1, y mayor asociación de Mt2-Mt3 en P2 (Tabla XV). También, comparando los índices de cada díada entre los dos períodos se verificó que la díada Mt1-Mt2 presentó menor proximidad en el segundo periodo (Wilcoxon $z = 4.746$, $p < 0.001$), mientras que las díadas Mt1-Mt3 (Wilcoxon $z = 3.027$, $p < 0.001$) y Mt2-Mt3 (Wilcoxon $z = 5.598$, $p < 0.001$) aumentaron su asociación espacial. En Rh las díadas no se diferenciaron en P1 (Friedman ANOVA χ^2 (430, 2) = 4.463, $p > 0.05$), pero en P2 la díada Rh1-Rh2 presentó menor asociación (Friedman ANOVA χ^2 (491, 2) = 30.737, $p < 0.001$). En este grupo solamente la díada Rh1-Rh3 presentó cambios significativos en los índices de proximidad entre períodos, con un aumento de P1 a P2 (Wilcoxon $z = 3.548$, $p < 0.001$).

Tabla XV. Índices de proximidad (medios) totales y diádicos de los dos grupos en los dos períodos de estudio.

	Índice de proximidad	
	P1	P2
Grupo Mt		
Mt1-Mt2	0.062	0.057
Mt1-Mt3	0.049	0.052
Mt2-Mt3	0.054	0.073
Total	0.055	0.060
Grupo Rh		
Rh1-Rh2	0.049	0.045
Rh1-Rh3	0.048	0.054
Rh2-Rh3	0.050	0.052
Total	0.049	0.051

Aunque en P1 no existieron diferencias entre los dos grupos en la proporción de registros en que los machos tuvieron a otros machos como VMC (Mann-Whitney $z = 1.137$, $p > 0.05$), en P2 los machos del grupo Mt presentaron valores más altos que los de Rh (Mann-Whitney $z = 3.379$, $p < 0.001$).

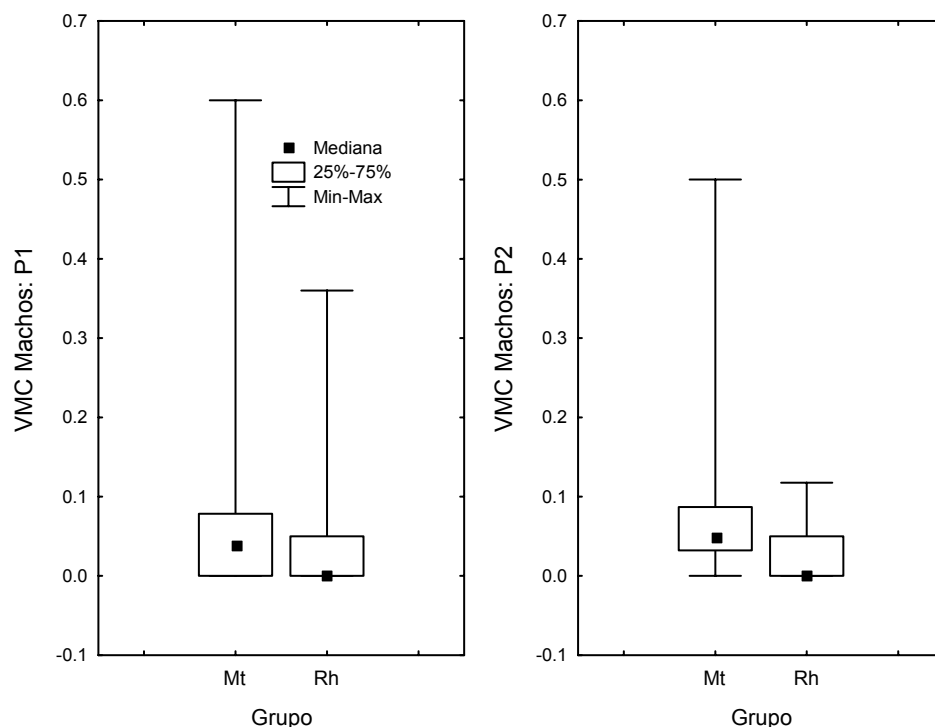


Figura 8.5. Comparación entre los dos grupos de la proporción de registros en que los machos tuvieron a otros machos como VMC en los dos períodos de estudio.

En el grupo Mt no existieron diferencias entre los machos en la proporción de VMC machos en los dos períodos (P1: Friedman ANOVA $\chi^2 (12, 2) = 2.722$, $p > 0.05$; P2: Friedman ANOVA $\chi^2 (6, 2) = 5.545$, $p > 0.05$). Ya en Rh, aunque para el primer periodo se encontró un resultado similar (Friedman ANOVA $\chi^2 (11, 2) = 2.689$, $p > 0.05$), en P2 los machos presentaron diferencias en este aspecto; esas diferencias se vieron influenciadas sobre todo por el registro alto de Rh1 (Friedman ANOVA $\chi^2 (11, 2) = 8.600$, $p < 0.01$).

Para cada macho, la proporción de registros con VMC machos no varió entre períodos en ninguno de los grupos (Wilcoxon $p > 0.05$ para las seis pruebas). Finalmente, solamente en el grupo Mt las díadas presentaron diferencias en la frecuencia con que los machos fueron VMC entre si. En este grupo durante P1 los machos de la díada Mt2-Mt3 tuvieron frecuencias más altas que las esperadas, mientras que la díada Mt1-Mt3 presentó una frecuencia muy baja ($\chi^2 = 19.172$, $p < 0.001$). La misma tendencia se repitió durante P2, pero en ese momento la díada Mt1-Mt3 aportó la mayor diferencia ($\chi^2 = 29.647$, $p < 0.001$).

VIII.2.2. Centralidad espacial en el grupo

En el grupo Mt todos los machos tuvieron como VMC más frecuentes a hembras en los dos períodos (P1 Mt1: Friedman ANOVA $\chi^2 (12, 2) = 15.744$, $p < 0.001$, Mt2: Friedman ANOVA $\chi^2 (16, 2) = 8.464$, $p < 0.05$, Mt3: Friedman ANOVA $\chi^2 (12, 2) = 6.643$, $p < 0.05$; P2 Mt1: Friedman ANOVA $\chi^2 (9, 2) = 15.765$, $p < 0.001$, Mt2: Friedman ANOVA $\chi^2 (6, 2) = 10.174$, $p < 0.001$, Mt3: Friedman ANOVA $\chi^2 (13, 2) = 23.244$, $p < 0.001$). Entre todas estas comparaciones, solamente en un caso las frecuencias más bajas no fueron para VMC macho; específicamente, Mt2 durante P2 nunca tuvo como VMC a inmaduros.

En este grupo las tendencias de asociación a VMC se mantuvieron para cada macho entre períodos. Así, en la comparación entre períodos de las frecuencias de cada macho de VMC hembra, VMC inmaduro, y sin VMC no se encontraron diferencias en ningún caso (Wilcoxon $p > 0.05$ para las nueve pruebas). Sin embargo, los machos presentaron diferencias entre si a varios niveles. En los dos períodos la ausencia de VMC varió entre machos (P1: Friedman ANOVA $\chi^2 (12, 2) = 11.652$, $p < 0.01$; P2: Friedman ANOVA $\chi^2 (6, 2) = 1.000$, $p < 0.01$), presentando siempre Mt3 mayores registros para esta categoría y Mt1 menores. En el caso de VMC hembras, en P1 no se encontraron diferencias (Friedman ANOVA $\chi^2 (12, 2) = 2.913$, $p > 0.05$), pero en P2 Mt1 tuvo una proporción más alta de registros,

mientras que Mt3 tuvo la menor entre todos los machos (Friedman ANOVA χ^2 (6, 2) = 7.000, $p < 0.05$). Finalmente, en P1 los machos no se diferenciaron en cuanto a la presencia de VMC inmaduros (Friedman ANOVA χ^2 (12, 2) = 3.122, $p > 0.05$), pero en P2 los machos se distinguieron en este aspecto, no teniendo Mt2 nunca a VMC inmaduros (Friedman ANOVA χ^2 (6, 2) = 11.565, $p < 0.01$).

De manera similar a Mt, en Rh los machos tuvieron como VMC más frecuentes a hembras (P1 Rh1: Friedman ANOVA χ^2 (13, 2) = 16.565, $p < 0.001$, Rh2: Friedman ANOVA χ^2 (13, 2) = 21.167, $p < 0.001$, Rh3: Friedman ANOVA χ^2 (11, 2) = 20.222, $p < 0.001$; P2 Rh1: Friedman ANOVA χ^2 (14, 2) = 16.844, $p < 0.001$, Rh2: Friedman ANOVA χ^2 (11, 2) = 21.412, $p < 0.001$, Rh3: Friedman ANOVA χ^2 (14, 2) = 26.727, $p < 0.001$). Para el macho Rh2 los VMC menos frecuentes en los dos períodos fueron los inmaduros, tal como Rh1 en P2; en los demás casos los VMC menos frecuentes fueron machos.

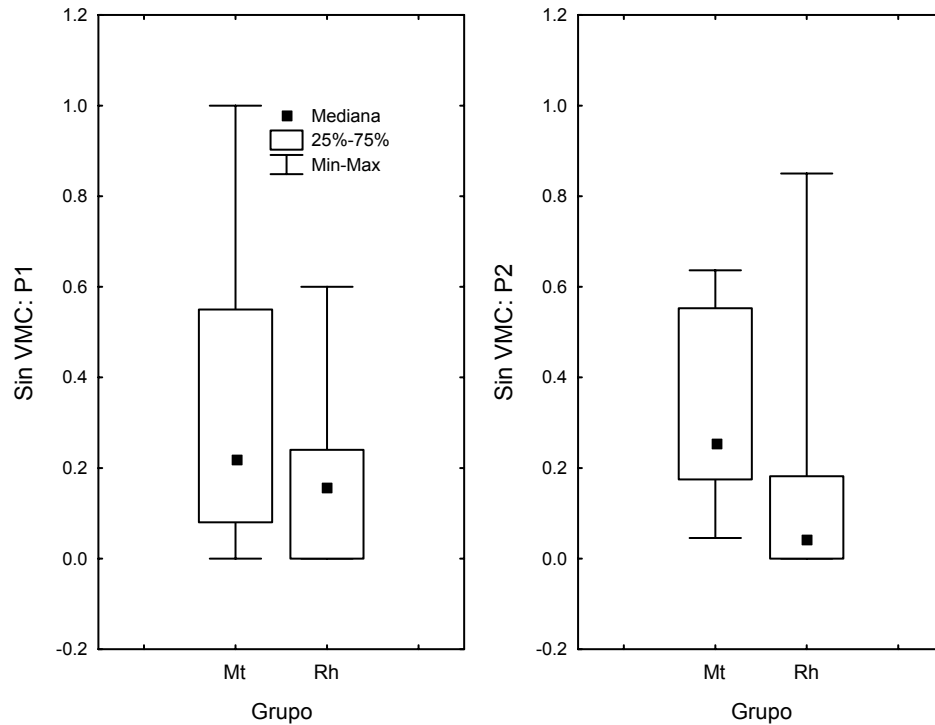


Figura 8.6. Comparación entre los dos grupos de la proporción de registros en que los machos no tuvieron a VMC en los dos períodos de estudio.

En este lugar de P1 a P2, Rh1 disminuyó la frecuencia de VMC inmaduros (Wilcoxon $z = 2.701$, $p < 0.05$), Rh2 disminuyó el número de registros sin VMC en P2 (Wilcoxon $z = 2.666$, $p < 0.05$), y el mismo macho aumentó la frecuencia para VMC hembras (Wilcoxon $z = 2.666$, $p < 0.05$). Las demás pruebas no fueron significativas (Wilcoxon $p > 0.05$ para las seis pruebas). Durante P1 no se encontraron diferencias entre los machos de este grupo en el número de registros sin VMC (Friedman ANOVA $\chi^2 (11, 2) = 0.057$, $p > 0.05$), pero en P2, Rh1 presentó valores más altos y Rh2 más bajos (Friedman ANOVA $\chi^2 (11, 2) = 7.389$, $p < 0.05$).

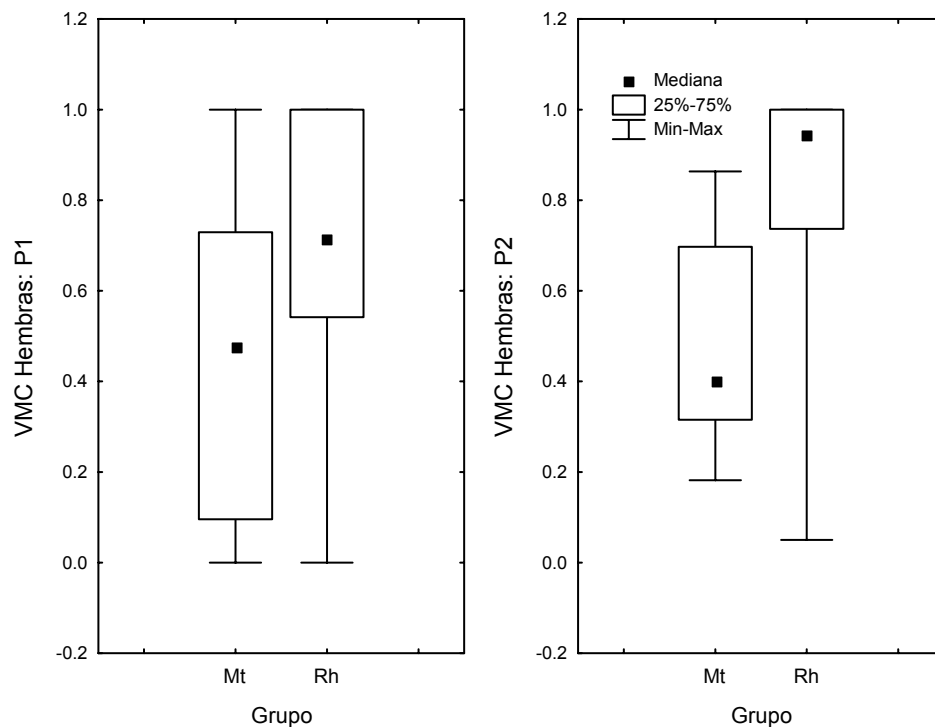


Figura 8.7. Comparación entre los dos grupos de la proporción de registros en que los machos tuvieron a hembras como VMC en los dos períodos de estudio.

La presencia de VMC hembras fue similar entre los machos en P1 (Friedman ANOVA $\chi^2 (11, 2) = 6.000$, $p > 0.05$), pero existieron diferencias en P2 (Friedman ANOVA $\chi^2 (11, 2) = 7.000$, $p < 0.05$). En este periodo Rh2 tuvo mayores frecuencias y Rh1 menores. Finalmente, el número de registros con VMC inmaduros para Rh1 durante P1 fue significativamente más alto que el de los otros machos (Friedman ANOVA $\chi^2 (11, 2) = 10.364$, $p < 0.01$), pero en P2 los machos no se diferenciaron en este aspecto (Friedman ANOVA $\chi^2 (11, 2) = 3.000$, $p > 0.05$).

Comparando los dos lugares en cada periodo, en Mt los machos no tuvieron a ningún VMC en un mayor número de registros en los dos momentos (P1: Mann-Whitney $z = 2.146$, $p < 0.05$; P2: Mann-Whitney $z = 4.385$, $p < 0.001$; Figura 8.6);

la frecuencia de VMC hembra fue más alta en Rh en los dos períodos (P1: Mann-Whitney $z = 2.991$, $p < 0.01$; P2: Mann-Whitney $z = 5.195$, $p < 0.001$; Figura 8.7); y en P2 el número de registros para VMC inmaduros fue más alto en Rh (P1: Mann-Whitney $z = 1.467$, $p > 0.05$; P2: Mann-Whitney $z = 4.485$, $p < 0.001$; Figura 8.8).

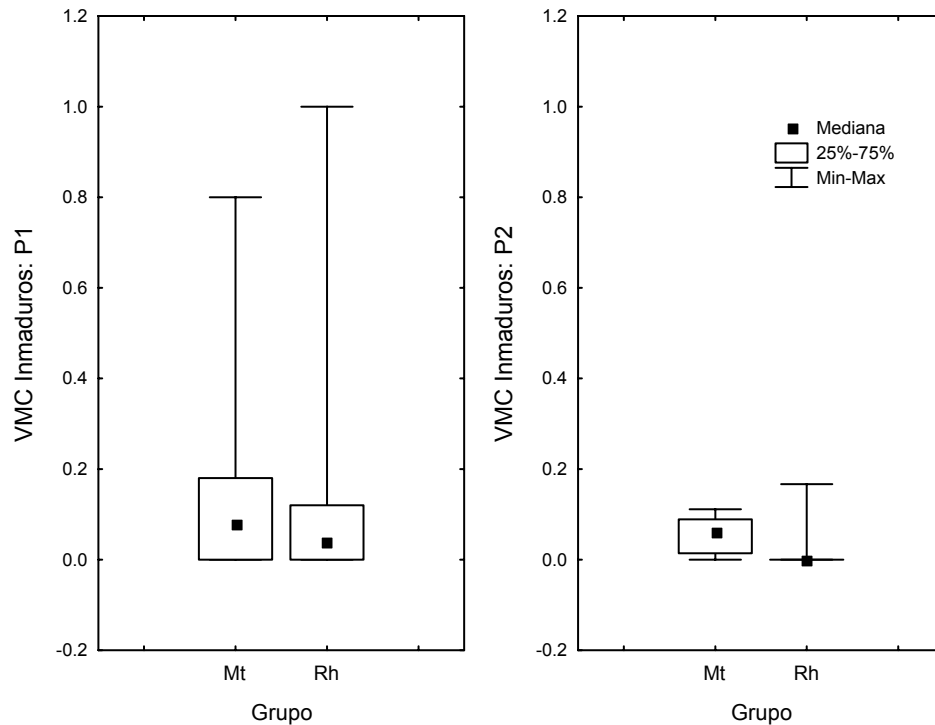


Figura 8.8. Comparación entre los dos grupos de la proporción de registros en que los machos tuvieron a inmaduros como VMC en los dos períodos de estudio.

Discusión y Conclusiones

IX. Discusión

IX.1. Contrastación de las hipótesis

Este estudio se propuso demostrar que la conducta social de los machos *A. palliata* varía de acuerdo con diferentes factores socioecológicos. En este sentido, y partiendo de la información disponible en estudios previos, se desarrolló inicialmente un modelo predictivo de las relaciones entre esos factores y la conducta social de los machos. En estudios anteriores, las variables que podrían estar asociadas a diferencias en los regímenes competitivos de los machos serían el número de machos por grupo, la ocurrencia reciente de inmigraciones, la calidad del hábitat y los patrones de dispersión por sexo.

Asumiendo una capacidad predictiva para estos factores sobre variaciones en la conducta, se enunciaron tres hipótesis para la explicación de los patrones de interacciones sociales y relaciones espaciales de los machos *A. palliata*. Estas hipótesis fueron evaluadas a través del estudio de la conducta social de los machos de dos grupos de monos aulladores de manto en la región de Los Tuxtlas. Sin embargo, aunque estos grupos presentaban diferencias en términos de la calidad del hábitat y en el tiempo transcurrido desde la inmigración de machos, el número de machos por grupo y los patrones de dispersión por sexo eran similares. Las hipótesis de estudio contemplaron las posibles consecuencias para la conducta de los machos de las diferentes combinaciones de estos factores en cada grupo.

IX.1.1. Hipótesis 1 y 2

En las hipótesis 1 y 2 se planteó que, de acuerdo con la existencia de similitudes o diferencias en la conducta de los machos entre los dos grupos, se podría llegar a conocer qué factores son más importantes en la determinación del tipo de competición y de relaciones sociales.

Así, en la hipótesis 1 se propuso que, si la conducta social de los machos de los dos grupos fuera diferente, entonces los factores similares entre los dos grupos (número de machos por grupo y patrones de migración por sexo) tendrían un efecto menos importante. Además, considerando la asunción en el modelo general (Apartado VI.2.1.1) de competición más intensa entre los machos en situaciones de menor calidad del hábitat y ocurrencia de inmigraciones recientes, se predijo que, a diferencia del grupo Mt, en Rh los machos tendrían un régimen de competición indirecta y relaciones tendientes al igualitarismo. En alternativa, de acuerdo con la hipótesis 2, si la conducta de los machos fuera similar en los dos grupos, entonces el número de machos por grupo y los patrones de dispersión por sexo serían los factores más importantes.

Tabla XVI. Variaciones esperadas y observadas en los indicadores de las relaciones sociales de los machos de los dos grupos.

Indicadores de las relaciones sociales	Variaciones en el régimen de relaciones sociales y tipo de competición		
	Esperadas		Observadas
	Indirecta, igualitarismo (Rh)	Directa, despotismo (Mt)	Confirmación / resultados
Tasa de afiliación entre machos	Mayor	Menor	No (igual)
Tasa de agonismo entre machos	Menor	Mayor	Sí
Tasa de agonismo intenso	Menor	Mayor	Sí
Tasa de interacciones agonísticas emitidas hacia las hembras	Menor	Mayor	No (Igual)
Existencia de relaciones jerarquizadas consistentes	No	Sí	No (igual y más marcadas en Rh)
Diferencias entre machos en el acceso a hembras receptivas	No	Sí	No (igual)
Diferencias en la proximidad espacial entre machos	No	Sí	Sí
Diferencias entre machos en la proximidad espacial a las hembras	No	Sí	No (igual)
Diferencias entre machos en la proximidad espacial a los inmaduros	No	Sí	No (igual)

Los resultados de los análisis realizados en el Apartado VII no permiten rechazar por principio ninguna de las dos hipótesis. Así, y tal como se puede

apreciar en la Tabla XVI, los dos grupos no se diferenciaron, al contrario de lo esperado por la hipótesis 1, en los niveles de afiliación entre machos, en las tasas de agonismo emitido hacia las hembras, en la presencia de relaciones jerarquizadas entre los machos, en la existencia de diferencias entre machos en el acceso a hembras receptivas, y en el grado de centralidad espacial dentro de los grupos (VMC hembras y inmaduros). Para tres indicadores de las relaciones sociales de los machos se encontraron resultados convergentes con las tendencias esperadas por esta hipótesis, pero contrastantes con la hipótesis 2: el agonismo y el agonismo intenso fueron más frecuentes en Mt, y en este lugar los niveles de asociación entre machos variaron entre individuos.

IX.1.2. Hipótesis 3

En la hipótesis 3 se planteó que la existencia de mayores diferencias entre los dos grupos al inicio del estudio, en comparación con el final del estudio, demostraría que la ocurrencia de inmigraciones recientes de machos es el principal determinante para los patrones de interacciones sociales. Además, al inicio del estudio se esperaba una diferenciación en las relaciones sociales de los machos entre grupos, similar a la planteada por la hipótesis 1, mientras que al final del estudio los dos grupos no deberían presentar diferencias en los indicadores sociales considerados, tal como previsto por la hipótesis 2.

Como en el caso de las dos primeras hipótesis, en estos análisis (Apartado VIII) algunos resultados apoyaron las predicciones definidas, mientras que otros no. Al inicio del estudio, de todos los indicadores analizados, solamente la tasa de agonismo y la tasa de agonismo intenso variaron de la manera predicha. En el segundo periodo de estudio, aunque a excepción de las frecuencias de VMC inmaduros todos los indicadores presentaron el resultado esperado (igualdad entre los grupos), esta convergencia se debió en varios casos a los resultados discordantes del primer periodo de estudio, i.e., similitud entre los grupos de estudio cuando se preveían diferencias. Así, solamente las tasas de agonismo

entre machos cambiaron a lo largo del estudio de la manera esperada (Tabla XVII).

Tabla XVII. Variaciones esperadas y observadas en los indicadores de las relaciones sociales de los machos de los dos grupos en los dos períodos.

Indicadores de las relaciones sociales	Variaciones en el régimen de relaciones sociales y tipo de competición					
	Inicio del estudio (P1)				Final del estudio (P2)	
	Esperadas		Observadas		Esperadas	Observadas: confirmación / (resultados)
	Rh	Mt	Rh	Mt		
Tasa de afiliación entre machos	Mayor	Menor	Igual		Igual (mayor)	Sí (menor)
Tasa de agonismo entre machos	Menor	Mayor	Menor	Mayor	Igual (menor)	Sí (menor)
Tasa de agonismo intenso	Menor	Mayor	Menor	Mayor	Igual (menor)	Sí (menor)
Tasa de interacciones agonísticas emitidas hacia las hembras	Menor	Mayor	Igual		Igual (menor)	Sí
Existencia de relaciones jerarquizadas consistentes	No	Sí	Igual (no)		Igual (no)	Sí (sí)
Diferencias entre machos en el acceso a hembras receptivas	No	Sí	Igual (sí)		Igual (no)	— *
Diferencias en la proximidad espacial entre machos	No	Sí	Igual (sí)		Igual (no)	Sí (no)
Diferencias entre machos en la proximidad espacial a las hembras	No	Sí	Igual (no)		Igual (no)	Sí (no)
Diferencias entre machos en la proximidad espacial a los inmaduros	No	Sí	Sí	No	Igual (no)	No (sí)

* No se observaron hembras receptivas durante el segundo período de estudio.

IX.1.3. Limitaciones del trabajo

La discordancia entre las predicciones enunciadas para algunos de los indicadores de las relaciones de los machos y la conducta social observada podrá resultar de limitaciones logísticas y metodológicas del presente trabajo.

Primero, tal como en los estudios que se realizaron anteriormente sobre la conducta social de los machos de esta especie, también en este trabajo el número de grupos y de machos observados fue reducido. Además, aunque en el presente trabajo el número de horas de observación de los individuos fue significativamente más alto que en todos los trabajos anteriores, éste fue todavía muy reducido. Es, entonces, posible que la ausencia de las diferencias o similitudes predichas entre los grupos en las tasas de afiliación, consistencia de las relaciones jerárquicas, acceso a las hembras receptivas, y relaciones espaciales se deba a un insuficiente tamaño muestral.

En el caso de la observación de la conducta sexual esta posibilidad es bastante plausible. Solamente en nueve sesiones de registro se observaron apareamientos en los grupos, un número bastante inferior al reportado por Wang y Milton (2003; 27 cópulas en 227.35 h de observación), aunque es importante notar que el grupo estudiado por estas autoras incluía doce hembras adultas. Por ejemplo, en el grupo Mt la hembra H2 tuvo a una cría en noviembre de 2004. Considerando que la duración promedio de la gestación es de seis meses en esta especie, la concepción habrá ocurrido entre mayo y junio, i.e., durante el periodo de estudio, pero nunca se observaron apareamientos entre esta hembra y los machos del grupo.

Sin embargo, la predicción general en este estudio fue que los grupos se deberían diferenciar en cuanto al régimen de acceso de los machos a las hembras receptivas. Así, y ya que cuando se observó conducta sexual los patrones conductuales fueron similares en los dos grupos, es poco parsimonioso asumir

que en las ocasiones en que esta no se registró las tendencias hayan sido diferentes.

De este modo, a pesar de la parcialidad de las observaciones realizadas en este estudio, el reparto equitativo de los registros entre los individuos y los dos grupos permite realizar comparaciones sólidas entre estos.

Segundo, al contrario de lo que pasaba con el grupo Mt, la historia del grupo Rh era poco conocida al inicio del estudio. Este desconocimiento obliga a alguna cautela en la comparación de la conducta de los machos entre los dos grupos. Por ejemplo, aunque se asume que en esta especie normalmente los machos presentan dispersión natal, en algunas circunstancias estos permanecen en sus grupos de nacimiento (ej. Clarke *et al.* 1994, Clarke y Glander 2002); en este sentido, la posibilidad de que algunos individuos en los grupos de estudio sean parientes no puede ser descartada. En un estudio realizado con un grupo de esta especie que vive en condiciones de semilibertad y presenta el patrón fisión-fusión, se ha demostrado que el parentesco influye en los patrones de agrupamiento de machos en los subgrupos (Dias y Rodríguez-Luna 2006). En ese grupo, en condiciones de baja competición sexual y dispersión espacial de las hembras, los machos prefieren asociarse con parientes. Ese trabajo sugiere que en circunstancias específicas el parentesco puede explicar a nivel proximal algunas tendencias conductuales de los machos y destaca la importancia del conocimiento de la historia de vida de los individuos y de los grupos.

Tercero, el diseño de este estudio se basó en un conjunto de asunciones en cuanto a la relación entre la variación esperada en la conducta de los machos de acuerdo con variaciones en determinados factores socioecológicos y demográficos. Aunque este diseño se apoyó en información disponible en trabajos anteriores que estudiaron este aspecto en esta y otras especies, presenta algunas limitaciones importantes.

Por ejemplo, aunque en la región en que el estudio se realizó, la fragmentación del hábitat aísla espacialmente a los dos grupos, estos pertenecen a una misma población. Incluso, y aunque una carretera separa los dos lugares de estudio, no se puede descartar la posibilidad de que exista algún intercambio de individuos entre los fragmentos (*cf.* Figura 5.1). En contraste, los grupos de esta especie que han sido estudiados anteriormente pertenecen a poblaciones geográficamente distintas (Costa Rica y Panamá). Así, se podría esperar que el rango de variación en la conducta de los machos estudiados anteriormente fuera mayor simplemente debido a la diferenciación biogeográfica de las poblaciones, mientras que en Los Tuxtlas la variación sería menor por la unicidad de la población. Esta posibilidad, aunada al reducido tamaño muestral y parcialidad del conocimiento de la historia de los grupos, podría explicar porqué algunos de los indicadores de las relaciones sociales no presentaron la variación esperada.

Por otro lado, y como se refirió en el Apartado IV.2.1.2, no se pudieran identificar dos grupos en que todas las variables independientes consideradas variaran de la manera predicha en el modelo propuesto en el Apartado IV.2.1.1 (*cf.* Tabla III). Así, las hipótesis 1 y 2 constituyen pruebas alternativas para la evaluación de los efectos de pares de variables de interés, inmigraciones recientes y calidad del hábitat; y número de machos por grupo y patrones de dispersión por sexo, respectivamente. Este tipo de abordaje limitó la posibilidad de probar la relación multifactorial propuesta en el modelo general, como sería adecuado para un análisis directo de este.

A pesar de las limitaciones referidas, varios resultados parecen apoyar la existencia de relaciones entre algunas de las variables independientes analizadas y la conducta de los machos de los dos grupos estudiados. Estos resultados serán discutidos en los próximos apartados de esta discusión.

IX.2. Establecimiento y mantenimiento de las relaciones sociales

Si se considera al agonismo como principal indicador del tipo de régimen de competición y relaciones sociales entre los machos (como ha sido comúnmente asumido a nivel teórico; ej. van Hooff y van Schaik 1994, van Hooff 2000), entonces las hipótesis 1 y 3 explican las diferencias observadas entre los dos grupos. De este modo, se eliminaría al número de machos por grupo y a los patrones de dispersión por sexo como factores potencialmente influyentes en la conducta de los machos *A. palliata* en este estudio, siendo ésta mejor explicada por la ocurrencia de inmigraciones recientes y variaciones en la calidad del hábitat.

Es importante tener en cuenta que estas dos hipótesis (al contrario de las hipótesis 1 y 2) no son mutuamente exclusivas. Sin embargo, los resultados obtenidos en la comparación de la conducta de los machos de los dos grupos en diferentes momentos, parecen corresponder de manera más consistente a las predicciones de la hipótesis 3. Esto porque la división del periodo de estudio permitió identificar cambios concretos en los indicadores de las relaciones sociales de los machos, específicamente, en las tasas de agonismo y en la proximidad a inmaduros.

Las tendencias observadas apoyan la relación descrita en el Apartado II.3.5.1 entre estabilidad grupal y agonismo. Aunque las relaciones de estatus de los machos cambiaron a lo largo del estudio en los dos grupos, en Rh no se observaron variaciones en la frecuencia y/o intensidad del agonismo. De este modo, el establecimiento y regularización de las relaciones sociales entre individuos extraños, y no reorganizaciones puntuales entre residentes asociadas al mantenimiento de las relaciones, explicarán la mayor agresividad entre los machos de Mt al inicio del estudio. Partiendo de esta diferencia fundamental, en los próximos apartados se discutirán las principales diferencias entre los dos grupos de estudio en la conducta social de los machos.

IX.2.1. El establecimiento de nuevas relaciones sociales: Grupo Mt

En Mt, los efectos de la entrada de una coalición de dos machos adultos cuatro meses antes del inicio de la colecta de datos se manifestaron durante las primeras fases del estudio. Esta entrada resultó en la muerte de uno de los machos residentes en el grupo en ese momento, corroborando el escenario predicho por varios trabajos para las inmigraciones en este género: momentos críticos en que la intensidad del agonismo es máxima (Crockett y Pope 1988, DeGusta y Milton 1998, Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004, 2005).

En Mt el agonismo fue más frecuente durante el primer periodo de estudio y se observaron enfrentamientos intensos, que en dos ocasiones resultaron en lesiones para los participantes. Además, las relaciones jerárquicas fueron poco consistentes, lo que posiblemente habrá aumentado la probabilidad de enfrentamientos (Mendoza 1993). Esta indefinición se observó claramente en la direccionalidad de las interacciones agonísticas: Mt1, aunque ganó la mayoría de sus interacciones con Mt3, perdió normalmente frente a Mt2, quien, a su vez, fue derrotado por Mt3 casi siempre.

IX.2.1.1. Fundamentos de las relaciones sociales entre machos A. palliata

Las descripciones que se presentan a continuación manifiestan el carácter dinámico y secuencial de las interacciones entre los machos de este grupo al inicio del estudio.

Aunque antes del día 1 de abril Mt1 emitió varias conductas agonísticas hacia Mt3, estas fueron ignoradas. En la mañana de ese día (10:30) Mt1 atacó con gran intensidad a Mt3, y después de una lucha de corta duración (que incluyó mordidas, manotazos y empujones), Mt3 fue arrojado del árbol por Mt1, cayendo desde una altura de aproximadamente 20 m. Este macho huyó y permaneció todo el día

alejado del grupo (> 30 m). A partir de ese día Mt3 nunca volvió a ganar interacciones agonísticas a Mt1.

Es evidente por lo anterior que la observación directa de estos episodios es esencial para la comprensión de la evolución de las relaciones sociales entre los individuos. Este parece haber sido un día crítico para la pérdida de estatus de Mt3. En el caso de la diada Mt1 y Mt2 también se destacan algunas observaciones.

En el primer día de registro (3 de marzo) se observó un ataque dirigido por Mt1 a Mt2 que resultó en la huida del último. En las siguientes siete sesiones solamente se observaron dos interacciones agonísticas entre estos dos machos, vencidas en ambos casos por Mt1. En la mañana del día 2 de abril (entre 7:25 y 7:57) Mt1 emitió varias interacciones agonísticas hacia Mt3, quien terminó alejándose del grupo. Más tarde (11:23) Mt1 amenazó a Mt2, quien respondió con la misma conducta. En los siguientes 15 min Mt1 amenazó a Mt2 en seis ocasiones, sin ninguna respuesta. A las 12:00 Mt2 atacó a Mt1 y los dos machos lucharon durante 1 min. La interacción fue interrumpida por la huida de Mt1, quien se alejó rápidamente hasta 40 m. Este macho presentaba un amplio corte en el labio inferior, y permaneció alejado del grupo en la compañía de una hembra hasta el final del día. Dos días después (4 de abril), Mt1 amenazó a Mt2 al inicio de la mañana (7:22) quien respondió con la misma conducta. Más tarde (9:27) Mt2 atacó y venció a Mt1.

Los eventos descritos en estos días (de 1 a 4 de abril) parecen haber marcado la estabilización de las relaciones de estatus entre los machos. Así, la tasa de interacciones agonísticas por individuo bajó de 0.27/h, del inicio del estudio al día 4 de abril, a 0.12/h, en el tiempo de observación restante. Además, a partir de ese día nunca se volvieron a registrar interacciones agonísticas intensas entre los machos. En comparación con los valores reportados en estudios anteriores, las

tasas de agonismo fueron bastante más altas en este grupo (HLP, Jones 1980: 0.038/h, Zucker y Clarke 1986: 0.049/h; IBC, Wang y Milton 2003: 0.018/h).

IX.2.1.2. Diferenciación de estrategias sociales entre machos: Residencia y coaliciones

Los machos de este grupo se diferenciaron en cuanto a sus estrategias de interacción social con las diferentes clases de sexo y edad. El macho Mt1, quien era residente desde hace más tiempo, presentó mayor proximidad espacial a hembras e inmaduros, pero en contraste, las díadas formadas por este individuo y los otros machos presentaron los niveles más bajos de proximidad y de VMC. Durante el primer periodo de estudio este macho pareció intentar ascender en la jerarquía, ya que la inmigración de la coalición formada por Mt2 y Mt3 habrá provocado su subordinación. La pérdida de estatus por los machos residentes después de la inmigración de nuevos machos es una tendencia que ha sido observada en otras poblaciones de *A. palliata* (Jones 1980, Clarke y Glander 1984, Zucker y Clarke 1998), pero no existían hasta el momento referencias a ascensiones jerárquicas de esos machos.

Como se refirió antes, Mt1 dirigió y venció la mayoría de sus interacciones agonísticas en ambos periodos a Mt3, por lo que su estatus pareció ser determinado sobre todo por sus interacciones con Mt2; a partir del día 4 de abril Mt1 solamente ganó tres interacciones agonísticas frente a Mt2 (quien ganó en 11 ocasiones). Hay que destacar que Mt1 fue uno de los dos machos que se apareó con las hembras. Este resultado se podrá relacionar con la residencia prolongada de este macho en el grupo. A parte de otras formas de elección de pareja por parte de las hembras de este grupo que hayan resultado en la selección de Mt1 (cf. Apartado II.3.3.2), el conocimiento mutuo asociado a la permanencia prolongada en el mismo grupo podrá haber facilitado el acceso sexual de este macho, una tendencia descrita en otras especies de primates (ej. *Papio anubis*: Smuts 1985).

Es interesante notar que durante el primer periodo de estudio este macho no presentó mayor proximidad que los otros machos ni a las hembras ni a las crías, como sería esperado si este fuera el progenitor de algunas de las crías engendradas en el grupo antes de la inmigración de Mt2 y Mt3. El infanticidio ha sido observado en esta especie y se asocia a la inmigración de nuevos machos, por lo que la vigilancia y protección por parte de los residentes puede ser fundamental para la supervivencia de las crías (Clarke 1983, Clarke y Glander 1984, Clarke *et al.* 1994). Sin embargo, en el género *Alouatta* el infanticidio ocurre normalmente durante el primer mes después de la invasión de los grupos (Crockett 2003), por lo que es probable que la asociación de las hembras de este grupo a Mt1 al inicio del estudio (cuatro meses después de la invasión) no aportara grandes ventajas en términos de protección. Así, la mayor centralidad espacial de Mt1 en el grupo durante todo el estudio se justificará por su residencia más prolongada, a comparación con los otros machos.

Las estrategias sociales de Mt2 y Mt3 fueron claramente distintas a las de Mt1. Estos dos machos invadieron conjuntamente el grupo y mantuvieron a lo largo del estudio un vínculo más fuerte entre sí, que con Mt1. La fuerza de este vínculo se pudo apreciar en varios aspectos de la relación social entre los dos machos, como la alta frecuencia de ceremonias de saludo, la baja frecuencia de interacciones agonísticas, y la gran proximidad espacial. Con base en estas características, la relación social de estos dos machos pareció desarrollarse en el contexto de una alianza cooperativa que se prolongó más allá del momento de la invasión del grupo.

Sin embargo, la reciprocidad cooperativa dentro de la díada fue incompleta. Por ejemplo, Mt3 fue el macho que más agonismo recibió a lo largo del estudio, dirigido sobre todo por Mt1, pero nunca se observó, al menos de manera perceptible para el observador, cualquier apoyo agonístico por parte de Mt2. También, aunque Mt2 fue el macho que más se apareó en el grupo, Mt3 nunca

accedió a hembras receptivas, por lo que la cooperación dentro de esta alianza no se tradujo en el intercambio de beneficios reproductivos, como ha sido observado en otros primates (ej. *Pan troglodytes*: Watts 1998) y mamíferos (ej. *Tursiops* sp.: Connor *et al.* 1992).

Estas tendencias podrían explicarse por las características generales del repertorio conductual de los monos aulladores: como se ha referido anteriormente (cf. Apartado III.2.3), el consumo de grandes cantidades de materia vegetal con bajo contenido energético parece limitar la inversión de estos primates en actividades sociales (Crockett y Einsenberg 1987). En este sentido, la ausencia de apoyo agonístico podría resultar de estas restricciones, y no de cooperación incompleta entre los machos. Por otro lado, hay que destacar que, aunque este tipo de cooperación es común en *A. seniculus* (Crockett y Sekulic 1984; Pope 1990, 1998, 2000b), esta es la primera ocasión en que se reporta la invasión de un grupo por una coalición de machos en la especie *A. palliata*. Si este tipo de invasión es común en la población de Los Tuxtlas, se deberá reunir más información en el futuro en cuanto a las características de estas coaliciones en términos de su formación, duración, y estabilidad.

Mt2 presentó tendencias conductuales destacadamente diferentes de las de los demás machos. Este macho mantuvo mayor cercanía a los otros machos, tanto en las frecuencias de VMC machos como en la asociación espacial general, y fue el emisor más frecuente de la ceremonia de saludo. Es posible que su proximidad a los otros machos se asocie a una estrategia de monitoreo de las actividades dentro del grupo. Por un lado, y como se discute en el siguiente párrafo, es posible que este macho presentara una gran dependencia de Mt3 para la manutención de su rango. Por otro lado, las relaciones estrechas de Mt1 con las hembras del grupo podrían resultar en un acceso preferencial de este macho durante sus períodos de receptividad, por lo que la vigilancia directa de este macho por Mt2 podría ser más efectiva que el monitoreo de todas las hembras del

grupo. En este sentido, aunque también Mt1 se apareó con una hembra receptiva, este consorcio se estableció fuera del grupo, quizás para evadir posibles interferencias de otros machos. Solamente Mt2 estableció consorcios dentro del grupo, en un momento en que ya había adquirido el rango alfa. Es interesante notar que durante el segundo periodo de estudio este macho nunca tuvo a VMC inmaduros, una tendencia que podría ser explicada por la asociación preferencial de las progenitoras a Mt1, discutida anteriormente.

Respecto a Mt3, aunque este macho mantuvo a partir de los eventos descritos antes (primeros días de abril) una posición espacial periférica en el grupo (alta frecuencia de registros sin VMC), parece haber desempeñado un papel fundamental en el equilibrio de poder entre los machos. En el cálculo de la jerarquía de dominancia durante el primer periodo este macho obtuvo el rango alfa, un resultado que se debió sobre todo a sus victorias sobre Mt2. Sin embargo, a partir de las fechas referidas Mt3 nunca volvió a ganar una interacción agonística frente a los otros dos machos, por lo que el rango encontrado para este macho se basó exclusivamente en sus victorias durante el corto periodo de tiempo que transcurrió desde el inicio del estudio hasta abril. Además, en el cálculo de los rangos de los machos el índice de David pondera las victorias de cada individuo de acuerdo con el resultado de las interacciones entre todas las díadas, por lo que en el caso de este grupo, la circularidad en las relaciones de dominancia resultó en una sobreestimación del rango de este macho. A pesar de la pérdida de estatus que sufrió, este macho permaneció en el grupo y su relación con Mt2 se mantuvo estable. Es posible que la permanencia de Mt3 en el grupo fuera esencial para la manutención del rango alfa por Mt2. Esto explicaría la gran proximidad entre estos dos machos y la alta frecuencia de ceremonias de saludo que Mt3 recibió de Mt2; en este contexto, el gran número de interacciones agonísticas que Mt1 dirigió a Mt3 podría ser justificado por la intención de interferir en el vínculo entre los aliados. Este tipo de estrategias de poder entre machos ha sido profusamente descrito por de Waal (1982) en un grupo de chimpancés (*Pan*

trogodytes) en cautividad. Sin embargo, en este estudio no es posible lograr conclusiones tan claras, ya que el repertorio conductual de los monos aulladores parece ser más limitado que el de los chimpancés.

Hay que destacar que aunque Mt3 mantuviera una posición periférica en el grupo, no accediera a hembras receptivas, y fuera frecuentemente atacado por Mt1, su permanencia en el grupo sería a pesar de todo ventajosa. Hay que tener en cuenta que este grupo ocupaba un fragmento altamente perturbado en que la densidad demográfica es relativamente alta, por lo que las posibilidades de inmigrar en solitario hacia un nuevo grupo podrían ser escasas.

Finalmente, y con base en la observación de la morfología y fisonomía de los tres machos de este grupo, todos parecían en el momento del estudio tener más de ocho o nueve años. Sin embargo, mientras que Mt1 y Mt2 parecían tener una edad similar, Mt3 aparentaba ser mayor. Aunque estas observaciones tendrían que ser complementadas por una inspección más directa de los individuos, es posible que diferencias de edad entre los machos expliquen parcialmente los resultados encontrados. En algunas poblaciones de esta especie se ha observado que los individuos más jóvenes suelen ser dominantes (Jones 1980a, Clarke y Glander 1984, Zucker y Clarke 1998), por lo que la subordinación de Mt3 se podría explicar por la pérdida de capacidades competitivas en un sistema de adquisición del rango por desafío (van Noordwijk y van Schaik 2004; *cf.* Apartado II.4.2).

IX.2.2. El mantenimiento de las relaciones sociales: Grupo Rh

Aunque también en Rh el acceso a las hembras receptivas no fue igual entre los machos, estos presentaron relaciones jerárquicas basadas en diferencias en términos de poder agonístico, y se diferenciaron en sus preferencias de asociación espacial con otros machos, la competición de tipo directo fue menos intensa. A comparación con Mt, en este grupo los machos interactuaron menos agonísticamente, y durante todo el estudio apenas en una ocasión se observó una

interacción agonística intensa. En Rh la tasa de agonismo fue dos veces menor que la de Mt y la tasa de agonismo intenso fue casi diez veces inferior. A pesar de estas diferencias, también en Rh las tasas de agonismo fueron más altas que las reportadas en otros estudios (0.07/h en los dos periodos).

Tal como en Mt, en este grupo las relaciones de estatus entre los machos cambiaron a lo largo del estudio, verificándose una inversión de rango entre Rh1 y Rh2. Sin embargo, el ascenso jerárquico de Rh1 ocurrió sin que este aumentara la frecuencia de interacciones agonísticas que venció, y con solamente una pequeña disminución de la frecuencia de interacciones que perdió. La reorganización jerárquica de este grupo se debió a que Rh3 nunca venció a otros machos en el segundo periodo del estudio.

De este modo, y en contraste con los resultados descritos para Mt, el grupo Rh ilustra como pueden cambiar las relaciones jerárquicas entre los machos sin que se verifiquen episodios de confrontación intensa. En alternativa, es posible que la inversión encontrada no refleje alteraciones reales en la jerarquía pero sí un sesgo en las observaciones, ya que el número de interacciones agonísticas vencidas por Rh1 a Rh3 fue bastante bajo; frente a frecuencias tan bajas, un solo día adicional de registro podría haber determinado un resultado diferente. Así, el cálculo de los índices de dominancia tiene una base poco robusta, por lo que los resultados referentes a las relaciones jerárquicas de los machos deben ser interpretados con prudencia.

Independientemente de estas consideraciones, en Rh no se observó la agitación social descrita anteriormente para el grupo Mt, las interacciones entre los machos fueron generalmente plácidas, y el agonismo asumió siempre la forma de desplazamientos o amenazas. No obstante, los machos de este grupo presentaron igualmente relaciones sociales diferenciadas.

Por ejemplo, la frecuencia de interacciones agonísticas entre Rh1 y Rh2 fue destacadamente más alta, y estos estuvieron más distantes entre si que respecto a Rh3 durante el segundo período. Estos machos fueron los únicos que se aparearon con hembras receptivas, por lo que es posible que la competición entre ellos fuera mayor. En esta diada, Rh1 fue claramente subordinado a lo largo del estudio, recibiendo el mayor número de interacciones agonísticas entre todos los machos. Esa diferencia de rango podrá haber influenciado la conducta espacial de Rh1 durante el primer periodo, quien estuvo significativamente más distante de los otros machos.

Rh3, en contraste, mantuvo niveles de centralidad espacial en el grupo similares a lo largo de todo el estudio y emitió muy pocas conductas agonísticas. Aunque en este trabajo no se presentan los análisis de las preferencias de asociación espacial de los diferentes machos a cada hembra, fueron muy pocos los registros en que se observó a Rh3 a más de 10 metros de la hembra H1. Esta diada mostraba una gran coordinación de sus actividades, y en varias ocasiones se alejó del grupo por periodos prolongados, pareciendo constituir una unidad social aparte. De este modo, el distanciamiento a los demás miembros del grupo podrá haber disminuido las oportunidades de interacción de Rh3, explicando la baja tasa de interacciones entre este y los demás machos.

IX.2.3. Las funciones de la ceremonia de saludo

Un aspecto del comportamiento de los machos que no se profundizó hasta este punto de la discusión es la conducta afiliativa. La única conducta afiliativa que los machos establecieron entre si fue la ceremonia de saludo (CS). Las tasas por individuo fueron en general bajas (entre 0.25/h en Rh durante P1 y 0.12/h en los dos grupos en P2) y similares en los dos grupos. Estos resultados concuerdan con los encontrados en otros estudios (Zucker y Clarke 1986, Wang y Milton 2003; cf. Tabla III), aunque en este trabajo la frecuencia de CS fue más alta.

A pesar de estas similitudes generales, dentro de cada grupo algunos machos fueron más activos en la emisión de CS, se detectaron diferencias en las frecuencias de recepción, y la frecuencia de participación de los machos en la ceremonia de saludo varió más en Mt que en Rh. Wang y Milton (2003) sugirieron que en IBC la CS cumplirá funciones de afiliación y de refuerzo de las relaciones sociales entre los machos. En contraste, y como se refirió anteriormente, al contrario de lo reportado para IBC, en donde no parece existir una relación entre rango y participación en CS (Wang y Milton 2003), en HLP los machos dominantes parecen ser los emisores más frecuentes de esta conducta (Glander 1975, 1980).

En el presente estudio los machos dominantes del grupo Mt (Mt2 y Mt1) emitieron más CS hacia los subordinados que las que recibieron. Esta tendencia fue más marcada durante el segundo periodo, cuando el macho alfa, Mt2, emitió el 87.5% de todas las CS, el macho beta fue emisor en solamente una ocasión, y el macho gamma nunca emitió esta conducta. En el primer periodo, después del enfrentamiento intenso descrito en el Apartado IX.2.1.1, Mt3 nunca volvió a saludar a Mt1, y solamente después de ese evento Mt2 saludó a Mt3 por primera vez. Así, estos resultados apoyan de manera evidente la relación entre emisión de CS y dominancia social.

Al contrario de lo observado en Mt, en el grupo Rh los machos no presentaron diferencias significativas a lo largo del estudio en la participación en esta conducta. También, durante el primer periodo el macho gamma – Rh1 – emitió más de la mitad de las CS, el macho beta fue el segundo emisor más frecuente, y el macho alfa solamente inició esta conducta en una ocasión. Además, en este periodo el macho alfa fue el receptor más frecuente de CS. Sin embargo, aunque en el segundo periodo Rh1 fue una vez más el macho que emitió más CS, en ese momento los dominantes emitieron más CS hacia los subordinados que la que recibieron, un resultado convergente con las observaciones de Glander (1975, 1980) en HLP y en el grupo Mt.

Estos patrones sugieren que en *A. palliata* las funciones de la CS podrán variar condicionalmente de acuerdo con factores relacionados con la historia reciente de las relaciones de estatus entre los machos. En este sentido, cuando ocurren cambios en las relaciones de estatus de los machos – como en el caso de la ascensión jerárquica de Rh1 durante el segundo periodo de estudio y la total reestructuración de la jerarquía en Mt durante el primer periodo –, tal como sugirió Glander (1975, 1980) la CS podrá ser un mecanismo de confirmación y reafirmación del rango de los dominantes. Además, en el contexto del mantenimiento de alianzas, la CS podrá reforzar los vínculos entre los machos, lo que explicaría las altas frecuencias de esta conducta observadas entre Mt2 y Mt3 en el grupo Mt. En cambio, cuando la composición grupal y las relaciones de estatus entre los machos son estables, como en el primer periodo en el grupo Rh, la CS podrá representar una forma de afiliación entre individuos que normalmente no establecen interacciones de este tipo, tal como sugerido por Wang y Milton (2003). En alternativa, y ya que el macho alfa de Rh fue en ese momento el receptor más frecuente de la CS, bajo esas circunstancias el establecimiento de esta conducta podrá resultar de un efecto de atracción hacia individuos dominantes o funcionar incluso como una señal formal de subordinación (Preuschoft y van Schaik 2000). Finalmente, ya que Rh1 fue el emisor más frecuente de CS en el primer periodo y dirigió esta conducta sobre todo a Rh2, este macho podría estar en ese momento negociando con el macho alfa su ascensión jerárquica.

De acuerdo con los patrones observados en cada grupo y entre grupos, la explicación más parsimoniosa para las funciones de la CS parece ser la de negociación de las relaciones de estatus entre los individuos, una hipótesis que ha sido comprobada en estudios con algunas especies de primates (ej. *Cebus capucinus*: Perry 1998b; *Papio anubis*: Smuts y Watanabe 1990; *P. hamadryas*: Colmenares 1991). Además, la ritualización de la conducta ha sido asociada a la folivoría (Jolly 1972), ya que reduce de la ambigüedad de las señales emitidas y

aumenta la honestidad de la comunicación (*sensu* Zahavi 1977). Estas propiedades resultan en la disminución de las probabilidades de escalada de los conflictos hacia formas de interacción energéticamente más costosas, un aspecto fundamental en la socioecología de los monos aulladores.

IX.3. Ecología de la conducta de machos *A. palliata* en Los Tuxtlas

En este trabajo se demostró que la inestabilidad asociada a la ocurrencia de inmigraciones explica diferencias entre grupos de *A. palliata* en algunos indicadores de las relaciones sociales entre machos, como la frecuencia e intensidad del agonismo. Asimismo, cuando diferentes grupos se encuentran en momentos de estabilidad, la similitud en los patrones de dispersión por sexo y en el número de machos por grupo podrá justificar la emergencia de patrones análogos en las relaciones sociales de los machos.

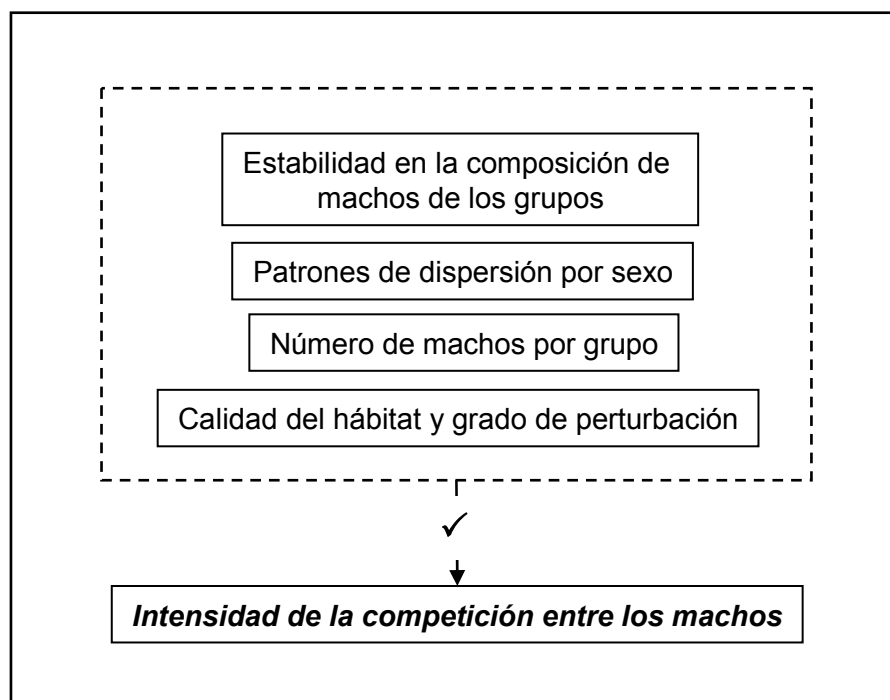


Figura 9.1. Factores que podrán explicar similitudes y diferencias entre los dos grupos de estudio en la intensidad de la competencia de los machos (reunidos en el rectángulo con línea discontinua).

De acuerdo con los resultados de este estudio, el régimen de competencia de los machos podrá variar de acuerdo con tres factores (Figura 9.1). Por un lado, a diferencia de una situación en que la composición de machos en los grupos es

estable, la competición es más intensa durante el periodo que transcurre desde la invasión del grupo por nuevos machos hasta la estabilización de las relaciones de estatus entre estos. Por otro lado, cuando la composición de machos y las relaciones de estatus entre estos son estables, una situación ejemplificada en este trabajo por el segundo periodo de estudio, grupos con el mismo número de machos y pertenecientes a una población en que los patrones de dispersión por sexo son similares presentan el mismo régimen de competición entre los machos, competición indirecta. Esta similitud sugiere que, al menos a nivel proximal, variaciones en la calidad del hábitat parecen no determinar diferencias en las relaciones sociales de los machos. La influencia de la ocurrencia de inmigraciones sobre la conducta de los machos fue discutida en los apartados anteriores; los posibles efectos de los otros tres factores serán discutidos en los siguientes apartados.

IX.3.1. Patrones de dispersión por sexo

Respecto al primer factor, la similitud en los patrones de dispersión por sexo, en la población de estudio solamente los machos parecen dispersarse regularmente, ya que, y de manera similar a IBC, en muy pocas ocasiones se ha observado la dispersión de hembras. Esta tendencia es asimismo apoyada por la constatación de que en Los Tuxtlas normalmente solo los machos presentan lesiones físicas, ya que la incidencia de estas se ha podido relacionar con la probabilidad de ocurrencia de inmigraciones (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004). En el trabajo referido, la frecuencia de lesiones se relacionó positivamente con el número de grupos por fragmento y con la distancia entre fragmentos habitados, dos posibles indicadores de la probabilidad de intrusiones por machos inmigrantes.

El contraste entre el patrón de filopatria de las hembras de Los Tuxtlas y de IBC y la dispersión bisexual en HLP, podrá ser explicado por diferencias en la productividad y saturación de los hábitats. Es posible que la mayor productividad en los dos primeros lugares resulte en menor competición por los recursos, una

circunstancia en la que se espera que la competencia por el espacio sea más intensa y que la filopatria sea seleccionada (Cadet *et al.* 2003). En HLP, la fragmentación y la mayor estacionalidad ambiental (vegetación sub-caducifolia seca) podrán determinar una tendencia opuesta, i.e., menor disponibilidad de recursos, una circunstancia en que se predice que las hembras se dispersen (Cadet *et al.* 2003). Aunque también las poblaciones de Los Tuxtlas enfrentan los efectos de la fragmentación, su impacto será menor a comparación con HLP debido al tipo de vegetación predominante en esta región (selva alta perennifolia).

En este sentido, en el momento en que los efectos de la inmigración de los nuevos machos se dejaron de sentir en el grupo Mt, las similitudes encontradas en las relaciones sociales entre los machos de los dos grupos podrán deberse parcialmente a la convergencia entre estos en el patrón de dispersión unisexual de machos. A pesar de lo anterior, aunque los dos fragmentos en que habitan los dos grupos de estudio presentan un grado de conectividad similar, es importante notar que la densidad de grupos es mayor en Mt (Tabla VII). De acuerdo con los resultados citados del trabajo de Cristóbal-Azkarate *et al.* (2004), es posible que en este lugar la frecuencia de desafíos e inmigraciones de machos sean mayores. En el presente trabajo esa diferencia no pudo ser detectada durante el segundo periodo de estudio, lo que se podrá deber al reducido número de horas de observación y/o al hecho de que solamente se observaron dos grupos.

Sin embargo, los efectos de las diferencias entre fragmentos en la probabilidad de invasiones podrán solamente traducirse en cambios en las relaciones sociales entre los machos cuando los desafíos ocurran. Esta hipótesis es apoyada por los hallazgos de Cristóbal-Azkarate *et al.* (2006), quienes verificaron que en Los Tuxtlas los niveles de testosterona de los machos son generalmente bajos, elevándose en respuesta a estímulos infrecuentes, como las interacciones con los machos solitarios.

En resumen, el patrón generalizado de dispersión unisexual de machos en la población de Los Tuxtlas podrá explicar la similitud de los regímenes de relaciones sociales de los machos de los dos grupos de estudio. En los mamíferos, en general (ej. Dobson 1982, Waser y Jones 1983), y en los primates, en particular (ej. Drickamer y Vessey 1973, Harcourt 1978, Henzi y Lucas 1980, Moore y Ali 1984, Symington 1990, Rajpurohit *et al.* 1995, Starin 2001, Field y Guatelli-Steinberg 2003), la dispersión de los machos ha sido relacionada con la competición reproductiva intrasexual; en *A. palliata* se ha demostrado que los movimientos de los machos entre grupos tienden a favorecer las oportunidades reproductivas (Clarke y Glander 2001, 2004). Así, a pesar de la variación entre fragmentos en otros factores, este aspecto representará probablemente una importante base común para el desarrollo de estrategias sociosexuales convergentes entre los machos de diferentes subpoblaciones.

IX.3.2. El número de machos por grupo

Como se ha revisado en el Apartado II.2, el número de machos por grupo es una variable que parece influenciar varios aspectos del comportamiento de los primates machos (ej. Cowlshaw y Dunbar 1991, Paul 1997, Nunn 1999a, Altmann 2000, Dunbar 2000, Kutsukake y Nunn 2006).

Los dos grupos de estudio tenían el mismo número de machos, lo que podrá justificar la similitud en los patrones de relaciones sociales de los machos en el segundo periodo. Además, en ambos grupos solamente se observaron actividades sexuales durante el primer periodo, por lo que el grado de sincronización reproductiva de las hembras habrá sido equivalente. Las poblaciones de HLP e IBC no presentan diferencias importantes en términos de proporciones sexuales (Apartado IV.1.2, *cf.* Tabla III), y en los grupos estudiados en esos lugares las diferencias en este parámetro se debieron a variaciones en el número de machos por grupo – menor en HLP. Así, tal como se asumió en el Apartado IV.2.1.1, el número de machos por grupo podría ser una variable fundamental para explicar

las diferencias encontradas entre IBC y HLP. Ya que el número de machos de los dos grupos observados en este trabajo se aproxima más al de los grupos estudiados en HLP que en IBC (*cf.* Tabla II), si este factor fuera el más importante en la determinación del tipo de competición entre los machos en momentos de estabilidad se esperarían encontrar tendencias conductuales similares a las de HLP.

Sin embargo, aunque en el presente estudio los machos de los dos grupos presentaron tasas de comportamiento agonístico más altas que las observadas en IBC, estas fueron igualmente mayores que las de HLP, no existió una monopolización clara de la reproducción por un solo macho, ni se observaron interferencias en las actividades sexuales. Esta diferencia en la relación entre el número de machos por grupo y la monopolización reproductiva sugiere que las estrategias sociosexuales de los machos de la población de estudio podrán ser distintas de las descritas hasta el momento para *A. palliata* en otros lugares.

Los grupos de estudio presentan características similares a las reportadas para fragmentos y hábitat continuo en la región de Los Tuxtlas en términos de tamaño y composición: número de machos por grupo [este estudio = 3; fragmentos = 2.34 ± 1.19 , $N = 38$ grupos (Cristóbal-Azkarate 2003); hábitat continuo = 3 ± 1 , $N = 17$ (Estrada 1982)]; número de hembras por grupo [este estudio: $M_t = 4$, $R_h = 3$; fragmentos = 3.03 ± 1.91 (Cristóbal-Azkarate 2003); hábitat continuo = 4.12 ± 1.32 (Estrada 1982)]; y proporciones sexuales [este estudio: $M_t = 1.3$, $R_h = 1$; fragmentos = 1.3 (Cristóbal-Azkarate 2003); hábitat continuo = 1.3 (Estrada 1982)]. De este modo, se puede considerar que los grupos estudiados no se diferencian de las tendencias generales observadas en esta población.

Como se revisó en el Apartado III.1.4.1 (*cf.* Figura 3.7) dentro del género *Alouatta* la relación entre el número de machos y el número de hembras por grupo es más marcada en *A. palliata*, una especie en que los grupos son normalmente

mayores. Sin embargo, analizando separadamente la población de Los Tuxtlas ($R^2 = 0.28$, $p < 0.001$) y otras poblaciones de esta especie ($R^2 = 0.23$, $p < 0.01$), en el primer lugar el número de machos por grupo incrementa más rápidamente respecto a aumentos en el número de hembras por grupo. Asimismo, la proporción sexual en la población de Los Tuxtlas (1.3) es casi la mitad de la de otras poblaciones (2.4).

Estas tendencias demográficas acercan a la población de Los Tuxtlas más a otras especies de monos aulladores que a otras poblaciones de *A. palliata*, y el menor tamaño grupal y las proporciones sexuales más bajas sugieren que el potencial de monopolización podría ser mayor; esto conduce a la predicción de un sistema de poliginia con competencia directa entre los machos. Sin embargo, más que un macho se apareó con las hembras receptivas en los grupos de estudio, pero nunca dos machos se aparearon con la misma hembra. Estas observaciones rechazan la presencia de un sistema de poliginia directa similar al de HLP o al de otras especies de monos aulladores, y de poliginandria indirecta como el de IBC.

En los grupos estudiados solamente algunos machos se aparearon con las hembras, pero los que se aparearon lo hicieron de manera exclusiva y sin interferencias por parte de otros machos, un patrón que incluye componentes de los dos sistemas referidos. Este sistema de reparto de la reproducción podrá explicar las mayores frecuencias de agonismo en Los Tuxtlas si el acceso a las hembras es determinado de manera directa entre los machos en momentos no asociados a la presencia de hembras receptivas (como en el segundo periodo de estudio). Además, el reducido número de hembras por grupo podrá incrementar las ventajas de la competencia directa, aunque esta parece no conducir a una monopolización exclusiva por los machos dominantes. Volviendo a la comparación directa entre las tres poblaciones en que se estudiaron las relaciones sociales entre machos, una imagen compleja emerge en cuanto al potencial de monopolización reproductiva de los machos. Tal como se planteó anteriormente, la

alta proporción sexual en HLP, asociada a un bajo número de machos por grupo, permitirá una mayor monopolización de la reproducción, explicando la emergencia del sistema de poliginia directa; en IBC la situación inversa (muchos machos por grupo) dificultará la monopolización, por lo que el régimen de poliginandria indirecta habrá sido seleccionado (*cf.* van Hooff y van Schaik 1994). Sin embargo, en ambos lugares el éxito de estrategias reproductivas alternativas será facilitado por el gran número de hembras presentes en los grupos (Jones y Agoramoorthy 2003). En el caso de la población de estudio, el pequeño tamaño grupal y las bajas proporciones sexuales podrían aumentar las posibilidades de control por parte de un macho dominante de las actividades sexuales, así como la monopolización de la reproducción (van Hooff 2000). Frente a este escenario, y en ausencia de estructuras de parentesco similares a las observadas en *A. seniculus* que justifican el desarrollo de un alto grado de sesgo reproductivo entre los machos grupales (Pope 1998), en Los Tuxtlas los machos competirán más intensamente para asegurar una cuota de reproducción.

Este planteamiento converge con la sugerencia de Cristóbal-Azkarate *et al.* (2006) de que en esta población todos los machos grupales tienen algún acceso a la reproducción. En su estudio, los autores verificaron que los niveles de testosterona son similares en diferentes machos de un mismo grupo, y ya que la secreción de esta hormona pudo ser relacionada con la probabilidad de ocurrencia de desafíos a los machos grupales por machos solitarios, este patrón de respuesta sugiere que la disminución del éxito reproductivo asociada a la entrada de nuevos machos afectará a todos los residentes.

Así, de acuerdo con la información colectada en este estudio y disponible en otros trabajos realizados con la misma población, en Los Tuxtlas el grado de sesgo reproductivo será bajo a moderado. Esta suposición contrasta con las predicciones de modelo de prioridad-de-acceso, ya que el reducido número de machos por grupo y la asincronía de los estros de las hembras deberían resultar

en una alta monopolización reproductiva (Apartados II.3.4 y II.4; cf. Figura 2.8). Aunque las observaciones realizadas con el grupo Mt confirman la relación negativa esperada entre el número de machos por grupo y la intensidad de la competición para adquirir el rango alfa (van Noordwijk y van Schaik 2004), en los dos grupos de estudio los machos alfa no obtuvieron un acceso exclusivo a las hembras receptivas. Tal como se discutió anteriormente, en el caso del grupo Rh no se puede descartar la posibilidad de que el reparto de la reproducción entre los machos se haya basado en la presencia de relaciones de parentesco. Sin embargo, la similitud entre los dos grupos en el acceso no exclusivo de los machos alfa parece indicar que, al menos en la población de *A. palliata* de Los Tuxtlas, la relación entre rango y éxito reproductivo es incompleta, una tendencia que ha sido demostrada en varias especies de primates (ej. *Cebus capucinus*: Jack y Fedigan 2005; *Chlorocebus aethiops*: Whitten y Turner 2004; *Eulemur fulvus rufus*: Wimmer y Kappeler 2002; *Gorilla beringei*: Bradley et al. 2005; *Lagothrix lagotricha*: Escobar-Páramo 1999; *Macaca mulatta*: Widdig et al. 2004; *Macaca fascicularis*: de Ruiter et al. 1994; *Mandrillus sphinx*: Charpentier et al. 2005; *Pan troglodytes schweinfurthii*: Constable et al. 2001; *Pan troglodytes verus*: Boesch et al. 2006; *Papio cynocephalus*: Alberts et al. 2003; *Semnopithecus entellus*: Launhardt et al. 2001).

En este sentido, e independientemente del efecto que las estrategias reproductivas de las hembras puedan tener sobre la conducta de los machos (Apartado II.3.3.2), los patrones reproductivos observados en los dos grupos de estudio podrán convergir con las predicciones del modelo transaccional de concesiones (Keller y Reeve 1994). Este modelo prevé que los dominantes ceden cuotas de paz o de reproducción a los subordinados como incentivos de permanencia en el grupo (Vehrencamp 1983, Reeve y Ratnieks 1993). Así, y como se discutirá en el próximo apartado, es posible que en esta población el aumento de la densidad demográfica asociado a la fragmentación del hábitat incremente la presión de machos extragrupal sobre los grupos existentes, por lo

que la permanencia de los subordinados y su colaboración en la defensa de los grupos podrán ser benéficas para los dominantes. Además, y como ha sido referido repetidamente a lo largo de este texto, la dieta folívoro-frugívora de los monos aulladores limita la energía disponible para actividades sociales, por lo que los costos de la inversión en el control de las actividades de los subordinados y en la monopolización reproductiva por los machos alfa serían muy altos. Finalmente, es importante destacar que para una de las poblaciones de primates mejor estudiadas (*Papio cynocephalus*: Amboseli, Kenia), Altmann (2000) cuestionó la asunción generalizada de que, en comparación con los grupos multimacho, en términos reproductivos, la permanencia en grupos unimacho será más atractiva para los machos. Esta suposición se ha basado en la observación de que en grupos unimacho el éxito copulatorio de los machos es muy alto, ignorando las tasas de supervivencia de las crías. La alta prevalencia del infanticidio en los primates y su mayor incidencia en grupos unimacho (van Schaik y Janson 2000) sugiere que el éxito reproductivo a largo plazo de los machos podrá ser mayor en grupos multimacho. En este contexto, las concesiones reproductivas justifican la permanencia de varios machos adultos en grupos de primates en que se predice que el grado de monopolización reproductiva es alto y así mismo, ayudan a explicar la discordancia entre las predicciones del modelo de prioridad-de-acceso y los patrones de apareamiento observados en algunas especies de primates, como en el caso de los grupos de estudio.

Una vez más, hay que destacar que las características del presente estudio impiden una demostración conclusiva de estas suposiciones. En el futuro es necesario reunir información en cuanto a los patrones de interacción social entre los machos de un mayor número de grupos y, sobre todo, realizar seguimientos longitudinales que permitan evaluar los efectos de las historias de vida de los individuos y de los grupos. Finalmente, solamente a través de análisis genéticos-moleculares se podrá evaluar el grado de sesgo reproductivo en esta población y clasificar de manera formal el sistema de apareamiento.

IX.3.3. Calidad del hábitat

Un último factor que se intentó relacionar en este trabajo con variaciones en las relaciones sociales de los machos fue la calidad del hábitat. La perturbación ambiental ha sido asociada a cambios en la organización social de los primates (Sterck *et al.* 1997, Sterck 1998), y las poblaciones de monos aulladores de HLP e IBC presentan diferencias importantes a este nivel. En la comparación entre estas dos poblaciones la calidad del hábitat fue evaluada a través de tres indicadores: productividad potencial inferida por los niveles de pluviosidad; proporción de ítems de alta calidad nutricional en la dieta; grado de perturbación ambiental resultante de la presencia de actividades humanas, tipo de paisaje y área disponible (Apartado IV.1.2; *cf.* Tabla II).

En este sentido, para el presente trabajo se seleccionaron dos grupos cuyo hábitat se diferenciara en términos de calidad. Así, no solamente el área y la presencia de actividades humanas varió entre los dos fragmentos, como a nivel florístico estos presentaron importantes diferencias en términos del porcentaje de especies primarias, DAP medio, diversidad y sumatoria de los índices de importancia de los taxa más consumidos por *A. palliata* en Los Tuxtlas (*cf.* Tabla VII). Estos indicadores han sido utilizados anteriormente en cuantificaciones de la calidad del hábitat en la región (Rodríguez-Toledo *et al.* 2003, Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006, Mandujano *et al.* 2005).

Con base en esta información, se predijo que los machos cuyo grupo ocupaba el fragmento con mayor calidad presentarían régimen de competición de tipo indirecto, mientras que la competición entre aquellos que habitaban el fragmento de menor calidad sería de tipo directo. Sin embargo, en el segundo periodo de estudio, cuando el grado de estabilidad grupal fue similar en los dos grupos, estas diferencias en términos de calidad no se relacionaron con los diferentes indicadores estudiados de las relaciones sociales de los machos.

Este resultado sugiere que la calidad del hábitat no influye en el tipo de competición intragrupal que los machos establecen entre sí, y converge con la predicción general del modelo socioecológico de que los factores ecológicos afectan en primera instancia a las estrategias sociales de las hembras (ej. Trivers 1972, Emlen y Oring 1977, Wrangham 1980, Rubenstein y Wrangham 1986, van Schaik 1989). Sin embargo, es posible que los efectos de la calidad de hábitat sobre la conducta de los machos se manifiesten a otros niveles.

Por ejemplo, y como se refirió anteriormente, la densidad poblacional y de grupos son mayores en Mt, lo que podrá asociarse a probabilidades más altas de incursiones por machos extragrupal en ese lugar. Considerando la relación negativa encontrada en Los Tuxtlas entre el tamaño de los fragmentos ocupados y la densidad demográfica (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2005), la reducción del hábitat podrá estar potenciando la inestabilidad grupal asociada a las inmigraciones.

Por otro lado, y aunque en este trabajo no se estudiaron las relaciones intergrupales, las diferencias entre los dos grupos de estudio en el tamaño del ámbito hogareño y de las áreas de traslape fueron muy marcadas (*cf.* Tabla VII). La conjunción de alta densidad (demográfica y de grupos), pequeño ámbito hogareño y gran extensión de las áreas de traslape, sugiere que la competición intergrupala podrá ser muy superior para el grupo Mt. Esto explicaría la mayor proximidad espacial entre los machos de este grupo, incluso cuando la competición entre estos fue alta, si esta cercanía representa un mecanismo de defensa frente a grupos vecinos. Ya que las vocalizaciones de largo alcance de los monos aulladores han sido relacionadas con funciones de regulación espacial entre grupos (Whitehead 1987), esta sugerencia podrá ser evaluada en el futuro a través del estudio de los patrones vocales de grupos viviendo bajo diferentes condiciones sociodemográficas.

Así, en esta población la disminución de la calidad del hábitat asociada a la fragmentación y reducción del área disponible podrá influenciar las relaciones sociales de los machos. Por un lado, el aumento de las densidades en los fragmentos pequeños (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2005) podrá incrementar la competición intergrupala por la ocupación del espacio y reclutamiento de hembras. Por otro lado, el número de machos solitarios es mayor en fragmentos con más grupos, por lo que la probabilidad de invasiones será más alta (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2004, 2006) y, en consecuencia, la ocurrencia de periodos de inestabilidad en las relaciones sociales intragrupales será más frecuente.

X. Conclusiones

En este trabajo se demostró que la conducta social intragrupal de los machos *A. palliata* en Los Tuxtlas está influenciada por los efectos de variables sociodemográficas y ecológicas.

Este análisis partió de una revisión extensiva de los estudios realizados con esta especie y de los principales aspectos teórico-conceptuales desarrollados en el ámbito de la socioecología de los primates. Con base en esta información, se definió un modelo predictivo sobre variaciones en la intensidad de la competencia entre machos. Las variables incorporadas en el modelo fueron el número de machos por grupo, la ocurrencia de inmigraciones recientes, la calidad del hábitat, y los patrones de dispersión por sexo.

La evaluación de este modelo se realizó a través del estudio comparativo de la conducta social de los machos de dos grupos. Aunque estos no presentaban la variación propuesta por el modelo, las similitudes y contrastes presentes en las variables de interés permitieron probar un conjunto de predicciones específicas. De los hallazgos de este estudio tres principales aspectos se pueden concluir respecto a la conducta social de los machos *A. palliata*.

Primero, los resultados encontrados indican que las inmigraciones de machos, y sobre todo, el tiempo transcurrido desde éstas, se asocian a cambios en la intensidad de la competencia directa. El establecimiento de relaciones jerárquicas entre los machos después de una invasión se asocia a mayor competencia intragrupal, disminuyendo ésta cuando las relaciones de estatus se estabilizan. Asimismo, en el presente trabajo se observó por primera vez que en esta especie los machos forman coaliciones para la invasión de los grupos, un aspecto fundamental para la comprensión del desarrollo de estrategias de poder dentro de

los grupos. Además, ya que en los dos grupos de estudio se verificaron cambios en las relaciones de estatus entre los machos a lo largo del estudio, pero la ocurrencia de episodios de agonismo intenso se limitó al grupo con inmigración reciente de machos, se demostró que el mantenimiento de las relaciones sociales entre machos se basa en mecanismos de interacción y competición indirecta. En este sentido, la utilización de conductas rituales, como la ceremonia de saludo, podrá funcionalmente asociarse a mecanismos de negociación de estatus entre los machos.

Segundo, en momentos de estabilidad en la composición grupal y en las relaciones de estatus de los machos, machos que residen en grupos con el mismo número de machos y con el mismo patrón de dispersión por sexo, presentan un régimen de competición similar. Las características demográficas en Los Tuxtlas parecen divergir considerablemente a las observadas en otros lugares, y la tendencia hacia grupos más pequeños y con menores proporciones sexuales podrá asociarse a la presencia de estrategias sociosexuales distintas a las descritas para otras poblaciones. En los Tuxtlas los machos dominantes no monopolizan el acceso a la reproducción, lo que explicará la mayor frecuencia de agonismo en los grupos de estudio. Sin embargo, los efectos de la fragmentación del hábitat podrán estar influenciando varios aspectos de la conducta de los machos, como la frecuencia de invasiones y la necesidad de cooperar en la defensa de los grupos.

Finalmente, no se detectaron diferencias en la conducta de los machos entre los grupos de estudio que pudieran estar directamente asociadas a diferencias en la calidad del hábitat. No obstante, un importante conjunto de evidencias reunidas en estudios realizados en esta población, sugiere que la heterogeneidad ambiental resultante de la fragmentación podrá determinar la emergencia de potenciales de competición diferenciados entre subpoblaciones. Así, y considerando los efectos encontrados en este estudio para las invasiones de los machos, los momentos de

inestabilidad podrán ser más frecuentes en áreas más perturbadas, por lo que en Los Tuxtlas el comportamiento de los machos estará distalmente relacionado con características ambientales.

Aunque éste es el primer estudio en que se relacionan directamente variaciones en la conducta de los machos *A. palliata* con diferentes variables sociodemográficas y ecológicas, el alcance de los resultados encontrados es limitado. Así, futuros estudios deberán necesariamente cubrir varias lagunas logísticas, metodológicas y conceptuales presentadas por la presente disertación. Entre éstas, es particularmente importante estudiar un mayor número de grupos viviendo bajo condiciones socioambientales distintas. Asimismo, la determinación de los efectos de la presencia de hembras en estro sobre las relaciones sociales de los machos, deberá ser complementada con información endocrinológica sobre el estatus reproductivo de éstas; de esta manera se podrán interpretar funcionalmente variaciones proximales en las estrategias sociales de los machos. Finalmente, y como se destacó en la introducción de esta tesis, el estudio de las consecuencias distales de las estrategias reproductivas de los machos solamente es posible a través de la realización de pruebas de determinación del parentesco genético dentro y entre grupos. La realización de estos análisis es fundamental para conocer el grado de sesgo reproductivo en los grupos, y su dependencia de las relaciones de parentesco entre los individuos y sus relaciones sociales.

Bibliografía

- Abegglen J. 1984. On Socialization In Hamadryas Baboons. London: Associated University Presses.
- Agoramoorthy G y Rudran R. 1995. Infanticide by adult and subadult males in free-ranging red howler monkeys, *Alouatta seniculus*, in Venezuela. *Ethology* 99:75-88.
- Agoramoorthy G y Lohmann R. 1999. Population and conservation status of the black-and-gold howler monkey, *Alouatta caraya*, along the Rio Riachuelo, Argentina. *Neotrop Primates* 7:43-44.
- Agoramoorthy G y Hsu MJ. 2000. Extragroup copulation among wild red howler monkeys in Venezuela. *Folia Primatol* 71:147-151.
- Aguiar LM, Reis NR, Ludwig G, y Rocha VJ. 2003. Dieta, área de vida, vocalizações e estimativas populacionais de *Alouatta guariba* em um remanescente florestal no norte do estado do Paraná. *Neotrop Primates* 11:78-86.
- Ahumada JA. 1989. Behavior y social structure of free ranging spider monkeys (*Ateles belzebuth*) in La Macarena. *Field Studies of New World Monkeys at La Macarena, Colombia* 2:7-31.
- Alberts SC, Sapolsky RM, y Altmann J. 1992. Behavioral, endocrine, and immunological correlates of immigration by an aggressive male into a natural primate group. *Horm Behav* 26:167-178.
- Alberts SC y Altmann J. 1995. Balancing costs and opportunities: Dispersal in male baboons. *Am Nat* 145:279-306.
- Alberts SC, Watts HE, y Altmann J. 2003. Queuing and queue-jumping: Long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. *Anim Behav* 65:821-840.
- Alexander RD. 1974. The evolution of social behavior. *Annu Rev Ecol Syst* 5:325-383.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Altmann J. 1990. Primate males go where females are. *Anim Behav* 39:193-195.
- Altmann J. 2000. Models of outcome and process: Predicting the number of males in primate groups. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 236-247.

- Altmann SA. 1959. Field observations on a howling monkey society. *J Mammal* 40:317-330.
- Altmann SA. 1962. A field study of the sociobiology of the rhesus monkey. *Annals of the New York Academy of Sciences* 102:338-435.
- Altmann SA. 1974. Baboons, space, time, and energy. *Am Zool* 14:221-248.
- Altmann SA y Altmann J. 1979. Demographic constraints on behavior and social organization. In: Bernstein IS and Smith EO, editors. *Primate Ecology and Human Origins: Ecological Influences of Social Organization*. New York: Garland STPM Press. p 47-63.
- Andelman SK. 1986. Ecological and social determinants of cercopithecine mating patterns. In: Rubenstein DI y Wrangham RW, editors. *Ecological Determinants of Social Evolution: Birds and Mammals*. Princeton: Princeton University Press. p 201-216.
- Anderson MJ y Dixon AF. 2002. Motility and the midpiece in primates. *Nature* 416:496.
- Arnold K y Aureli F. 2007. Postconflict reconciliation. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, and Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 592-608.
- Arroyo-Rodríguez V y Mandujano S. 2005. Efectos de la fragmentación sobre poblaciones de *Alouatta palliata* en Los Tuxtlas, Mexico. *Boletín de la Asociación Mexicana de Primatología* 2-11.
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S, y Cuende-Fanton C. 2005. Ocupación de parches de selva por monos aulladores *Alouatta palliata mexicana* en tres paisajes con diferente grado de fragmentación en Los Tuxtlas, México. *Universidad y Ciencia NE II*:23-34.
- Arroyo-Rodríguez V, Serio-Silva JC, Álamo-García J, y Ordano M. En prensa. Exploring immature-to-mother social distances in mexican mantled howler monkeys at Los Tuxtlas, Mexico. *Am j primatol*.
- Arroyo-Rodríguez V y Mandujano S. 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *Int J primatol* 27:1079-1096.
- Aureli F y Smucny D. 2000. The role of emotion in conflict and conflict resolution. In: Aureli F y de Waal FBM, editors. *Natural Conflict Resolution*. Berkeley: University of California Press. p 199-244.
- Aureli F y Schaffner CM. 2006. Causes, consequences and mechanisms of reconciliation: The role of cooperation. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin: Springer. p 121-136.
- Baldwin JD y Baldwin JL. 1976a. Primate populations in Chiriqui, Panama. In: Thorington RW y Heltne PG, editors. *Neotropical Primates. Field Studies and Conservation*. Washington, DC: National Academy of Sciences. p 20-31.

- Baldwin JD y Baldwin DI. 1976b. Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panama. *Folia Primatol* 26:81-108.
- Barret L y Henzi P. 2001. The utility of grooming in baboon troops. In: Noë R, van Hooff JARAM, y Hammerstein P, editors. *Economics in Nature: Social Dilemmas, Mate Choice and Biological Markets*. Cambridge: Cambridge University Press. p 119-145.
- Barrett L y Henzi P. 2002. Constraints on relationship formation among female primates. *Behaviour* 139:263-289.
- Barrett L y Henzi P. 2006. Monkeys, markets and minds: Biological markets and primate sociality. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin: Springer. p 209-232.
- Barrett L, Henzi P, Weingrill T, Lycett JE, y Hill RA. 1999. Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *P Roy Soc Lond B* 266:665-670.
- Barton RA y Simpson AJ. 1992. Does the number of males influence the relationship between dominance and mating success in primates? *Anim Behav* 44:1159-1161.
- Barton RA, Byrne RW, y Whiten A. 1996. Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behav Ecol Sociobiol* 38:321-329.
- Beehner JC, Bergman TJ, Cheney DL, Seyfarth RM, y Whitten PL. 2006. Testosterone predicts future dominance rank and mating activity among male chacma baboons. *Behav Ecol Sociobiol* 59:469-479.
- Bengsston BO. 1978. Avoiding inbreeding: At what cost? *J Theor Biol* 73:438-444.
- Berard JD. 1999. A four-year study of the association between male dominance rank, residence status, and reproductive activity in rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Primates* 40:159-175.
- Bercovitch F. 1983. Time budgets and consortships in olive baboons (*Papio anubis*). *Folia Primatol* 41:180-190.
- Bercovitch FB. 1986. Male rank and reproductive activity in savanna baboons. *Int J Primatol* 7:533-550.
- Bercovitch F. 1988. Coalitions, cooperation, and reproductive tactics among adult male baboons. *Anim Behav* 36:1198-1209.
- Bergman TJ, Beehner JC, Cheney DL, Seyfarth RM, y Whitten PL. 2005. Correlates of stress in free-ranging male chacma baboons, *Papio hamadryas ursinus*. *Anim Behav* 70:703-713.
- Bernstein IS. 1964. A field study of the activities of howler monkeys. *Anim Behav* 12:92-97.

- Bernstein IS. 2007. Social mechanisms in the control of primate aggression. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, y Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 562-571.
- Bezanson M. 2005. Leap, bridge, or ride? Ontogenetic influences on positional behavior in *Cebus* and *Alouatta*. In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M, y Luecke L, editors. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. New York: Springer. p 333-348.
- Bezanson M, Garber PA, Rutherford J, y Cleveland A. 2003. Patterns of subgrouping, social affiliation and social networks in Nicaraguan mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Am j primatol Suppl* 34, 44.
- Bicca-Marques JC. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation. In: Marsh LK, editor. *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. p 283-303.
- Birkhead TR y Kappeler PM. 2004. Post-copulatory sexual selection in birds and primates. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press. p 151-171.
- Birky WA. 2002. Mating patterns and social structure in a wild group of Formosan macaques. PhD Thesis. Piscataway, NJ, Rutgers University.
- Birky WA. 2003. First line defence: Male dominance rank and aggression against extra troop males in a group of Formosan macaques (*Macaca cyclopis*). *Am J Phys Antropol Suppl* 36:67.
- Boesch C. 1994. Cooperative hunting in wild chimpanzees. *Anim Behav* 48:653-667.
- Boesch C, Boesch H, y Vigilant L. 2006. Cooperative hunting in chimpanzees: Kinship or mutualism? In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin: Springer. p 139-150.
- Boesch C, Grégoire K, Honora N, y Vigilant L. 2006. Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Taï Forest. *Am J Phys Antropol* 130:103-115.
- Boinski S. 1987b. Birth synchrony in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*): A strategy to reduce neonatal predation. *Behav Ecol Sociobiol* 21:393-400.
- Boinski S. 1987a. Mating patterns in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*): Implications for seasonal sexual dimorphism. *Behav Ecol Sociobiol* 21:13-21.
- Boinski S. 1999. The social organizations of squirrel monkeys: Implications for ecological models of social evolution. *Evol Anthropol* 8:101-112.
- Boinski S. 2000. Social manipulation within and between troops mediates primate group movements. In: Boinski S y Garber PA, editors. *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups*. Chicago: Chicago University Press. p 421-269.

- Boinski S, Sughrue K, Selvaggi L, Quatrone R, Henry M, y Cropp S. 2002. An expanded test of the ecological model of primate social evolution: Competitive regimes and female bonding in three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis*, and *S. sciureus*). Behaviour 139:227-261.
- Boinski S, Kauffman L, Ehmke E, Schet S, y Vreedzaam A. 2005. Dispersal patterns among three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis* and *S. sciureus*): I. Divergent costs and benefits. Behaviour 142:525-632.
- Bolin I. 1981. Male parental behaviour in black howler monkeys (*Alouatta palliata pigra*) in Belize and Guatemala. Primates 22:349-360.
- Bonvicino CR. 1989. Ecología e comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na Mata Atlântica. Revista Nordestina de Biologia 6:149-179.
- Borries C. 1993. Ecology of female social relationships: Hanuman langurs and the van Schaik model. Folia Primatol 61:21-30.
- Borries C. 2000. Male dispersal and mating season influxes in Hanuman langurs living in multi-male groups. In: Kappeler PM, editor. Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition. Cambridge: Cambridge University Press. p 146-158.
- Borries C, Sommer V, y Srivastava A. 1991. Dominance, age and reproductive success in free-ranging Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). Int J Primatol 12.
- Bradley BJ. 2003. Molecular Ecology of Wild Gorillas. PhD Thesis. State University of New York at Stony Brook.
- Bradley BJ, Robbins MM, Williamson EA, Steklis HD, Steklis NG, Eckhardt N, Boesch C, y Vigilant L. 2005. Mountain gorilla tug-of-war: Silverbacks have limited control over reproduction in multimale groups. P Natl Acad Sci Usa 102:9418-9423.
- Bravo SP y Sallenave A. 2003. Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern argentinean flooded forest. Int J Primatol 24:825-846.
- Braza F. 1980. El araguato rojo (*Alouatta seniculus*). Doñana Acta Vertebrata 7:1-175.
- Braza F, Alvarez F, y Azcarate T. 1981. Behaviour of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela. Primates 22:459-473.
- Brockett RC, Horwich RH, y Jones CB. 2000a. Female dispersal in the belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*). Neotrop Primates 8:32-34.
- Brockett RC, Horwich RH, y Jones CB. 2000b. A model for the interpretation of grooming patterns applied to the belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*). Primate Rep 56:23-32.

- Brockman DK, Whitten PL, Richard AF, y Schneider A. 1998. Reproduction in free-ranging male *Propithecus verreauxi*: The hormonal correlates of mating and aggression. *Am J Phys Antropol* 105:137-151.
- Buchan JC, Alberts SC, Silk JB, y Altmann J. 2003. True paternal care in a multimale primate society. *Nature* 425:179-181.
- Cadet C, Ferrière R, Metz JAJ, y van Baalen M. 2003. The evolution of dispersal under demographic stochasticity. *Am Nat* 162:427-441.
- Calegaro-Marques C y Bicca-Marques JC. 1996. Emigration in a black howling monkey group. *Int J Primatol* 17:229-237.
- Campbell CJ. 2003. Female-directed aggression in free-ranging *Ateles geoffroyi*. *Int J Primatol* 24:223-237.
- Campos AC. 2004. El suelo. In: Guevara SS, Laborde JD, y Sánchez-Ríos G, editors. *Los Tuxtlas: El Paisaje de la Sierra*. Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. p 181-192.
- Carpenter CR. 1934. A field study on the behaviour and social relations of howler monkeys. *Comp Psychol Monogr* 10:1-168.
- Carpenter CR. 1965. The howlers of barro colorado island. In: De Vore I, editor. *Primate Behaviour*. New York: Holt, Ruicheut y Winston. p 250-291.
- Carranza J, Alvarez F, y Redondo T. 1990. Territoriality as a mating strategy in red deer. *Anim Behav* 40:79-88.
- Carrera-Sanchez E. 1993. Etograma del mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*) en la Isla de Agaltepec, Lago de Catemaco, Veracruz. MCs Thesis. Universidade Veracruzana, Facultad de Biología.
- Castillo-Campos G y Laborde JD. 2004. La vegetación. In: Guevara SS, Laborde JD, y Sánchez-Ríos G, editors. *Los Tuxtlas: El Paisaje de la Sierra*. Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. p 231-265.
- Cavigelli SA y Pereira ME. 2000. Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Horm Behav* 37:246-255.
- Chalyan VG, Lapin BA, y Meishdi NV. 1994. Kinship and troop structure formation in baboon in Gumista Reserve. *Congress of the International Primatological Society* 15:238.
- Chan LKW. 1996. Phylogenetic interpretations of primate socioecology. With special reference to social and ecological diversity in *Macaca*. In: Martins EP, editor. *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. New York: Oxford University Press. p 324-360.

- Chapais B. 1992. The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. In: Harcourt AH y de Waal FBM, editors. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford University Press. p 29-59.
- Chapais B. 1995. Alliance as a means of competition in primates: Evolutionary, developmental, and cognitive aspects. *Yearb Phys Anthropol* 38:115-136.
- Chapais B, Girard M, y Primi G. 1991. Non-kin alliances and the stability of matrilineal dominance relations in Japanese macaques. *Anim Behav* 41:481-491.
- Chapman CA. 1987. Patch use and patch depletion by the spider and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Behaviour* 105:99-116.
- Chapman CA. 1988. Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates* 29:177-194.
- Chapman CA. 1990. Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behav Ecol Sociobiol* 26:409-414.
- Chapman CA, Chapman LJ, Wrangham RW, Hunt K, Gebo D, y Gardner L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical forests. *Biotropica* 24:527-531.
- Chapman CA, Wrangham RW, y Chapman LJ. 1994. Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forest. *Biotropica* 26:260-171.
- Chapman CA y Balcomb SR. 1998. Population characteristics of howlers: Ecological conditions or group history. *Int J Primatol* 19:385-403.
- Charlat S, Thatcher OR, Hartmann N, Patel YG, Saillan M, y Vooren E. 2000. Survey of *Alouatta palliata* at the Bilsa Biological Reserve, north-west Ecuador. *Neotrop Primates* 8:40-44.
- Charpentier M, Peignot P, Hossaert-McKey M, Gimenez O, Setchell JM, y Wickings EJ. 2005. Constraints on control: Factors influencing reproductive success in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Behav Ecol* 16:614-623.
- Cheney DL y Seyfarth RM. 1983. Non-random dispersal in free-ranging vervet monkeys: Social and genetic consequences. *Am Nat* 122:392-412.
- Cheney DL y Seyfarth RM. 1987. The influence of intergroup competition on the survival and reproduction of female vervet monkeys. *Behav Ecol Sociobiol* 21:375-386.
- Cheney DL, Seyfarth RM, Andelman SJ, y Lee PC. 1988. Reproductive success in vervet monkeys. In: Clutton-Brock TH, editor. *Reproductive Success*. Chicago: Chicago University Press. p 384-402.
- Cheverud JM, Dow MM, y Leutenegger W. 1986. A phylogenetic autocorrelation analysis of sexual dimorphism in primates. *Am Anthropol* 88:916-922.

- Chiarello AG. 1985. Grooming in brown howler monkeys, *Alouatta fusca*. Am J Primatol 35:73-81.
- Chivers DJ. 1969. On the daily behaviour and spacing of howling monkey groups. Folia Primatol 10:48-102.
- Clarke MR. 1981. Aspects of male behaviour in mantled howlers (*Alouatta palliata* Gray) in Costa Rica. Am J Phys Antropol 54:209.
- Clarke MR. 1983. Infant-killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Am J Primatol 5:241-247.
- Clarke MR. 1990. Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*). Folia Primatol 54:1-15.
- Clarke MR y Glander KE. 1984. Female reproductive success in a group of free ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. In: Small F, editor. Female Primates: Studies by Women Primatologists. New York: Alan R. Liss. p 111-126.
- Clarke MR, Zucker EL, y Scott NJ. 1986. Population trends of the mantled howler groups of La Pacifica, Guanacaste, Costa Rica. Am J Primatol 11:79-88.
- Clarke MR y Zucker EL. 1994. Survey of the howling monkey population at La Pacifica: A seven-year follow-up. Int J Primatol 15:61-73.
- Clarke MR, Zucker EL, y Glander KE. 1994. Group takeover by a natal male howling monkey (*Alouatta palliata*) and associated disappearance and injuries of immatures. Primates 35:435-442.
- Clarke MR y Glander KE. 2001. Presence of mother and juvenile dispersal in free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical dry forest of Costa Rica. Am J Phys Antropol Suppl 32:50.
- Clarke MR, Collins DA, y Zucker EL. 2002. Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Int J Primatol 23:365-381.
- Clarke MR y Glander KE. 2002. Female immigration patterns in mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) on La Pacifica, Guanacaste, Costa Rica. Am J Phys Antropol Suppl 34:54.
- Clarke MR y Glander KE. 2004. Adult migration patterns of the mantled howlers of La Pacifica. Am j primatol 62[Suppl.]: 87.
- Clutton-Brock TH. 1985. Size, sexual dimorphism, and polygyny in primates. In: Jungers WL, editor. Size and Scaling in Primate Biology. New York: Plenum Press. p 51-60.
- Clutton-Brock TH. 1988. Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems. Chicago: University of Chicago Press.

- Clutton-Brock TH. 1989. Mammalian mating systems. *P Roy Soc Lond B* 236:339-372.
- Clutton-Brock TH. 1991. *The Evolution of Parental Care*. New Jersey: Princeton University Press.
- Clutton-Brock TH. 1998. Reproductive skew, concessions and limited control. *TREE* 13:288-292.
- Clutton-Brock TH y Harvey PH. 1977. Home range size, population density and phylogeny in primates. In: Bernstein IS and Smith EO, editors. *Primate Ecology and Human Origins: Ecological Influences on Social Organization*. New York: Garland Press. p 201-214.
- Clutton-Brock TH, Harvey PH, y Rudder B. 1977. Sexual dimorphism, socionomic sex ratio and body weight in primates. *Nature* 269:797-800.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE, y Albon SD. 1982. *Red Deer*. Chicago: University of Chicago Press.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, y Guinness FE. 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313:131-133.
- Clutton-Brock TH y Parker GA. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Q Rev Biol* 67:437-456.
- Clutton-Brock TH y Parker GA. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Anim Behav* 49:1345-1365.
- Coelho AM, Bramblett CA, Quick LB, y Bramblett SS. 1976. Resource availability and population density in primates: A socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of guatemalan howler and spider monkeys. *Primates* 17:63-80.
- Coelho AM, Coelho LS, Bramblett CA, Bramblett SS, y Quick LB. 1977. Ecology, population characteristics, and sympatric association in primates: A socio-bioenergetic analysis of howler and spider monkeys in Tikal, Guatemala. *Yearb Phys Anthropol* 20:96-135.
- Colmenares F. 1991. Greeting behaviour between male baboons: Oestrous females, rivalry and negotiation. *Anim Behav* 41:49-60.
- Colmenares F, Zaragoza F, y Hernandez-Lloreda MV. 2002. Grooming and coercion in one-male units of hamadryas baboons: Market forces or relationship constraints? *Behaviour* 139:1525-1553.
- Conklin-Brittain NL, Knott CD, y Wrangham RW. 1999. Energy intake by wild chimpanzees and orangutans: Methodological considerations and a preliminary comparison. In: Hohmann G, Robbins MM, y Boesch C, editors. *Feeding Ecology of Primates*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Connor RC, Smolker RA, y Richards AF. 1992. Dolphin Alliances and Coalitions. In: Harcourt AH y de Waal FBM, editors. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford University Press. p 415-443.
- Constable JL, Ashley MV, Goodall J, y Pusey AE. 2001. Noninvasive paternity assignment in Gombe chimpanzees. *Mol Ecol* 10:1279-1300.
- Cords M. 1997. Friendships, alliances, reciprocity and repair. In: Whiten A y Byrne RW, editors. *Machiavellian Intelligence II*. Cambridge: Cambridge University Press. p 24-49.
- Cords M. 2000. The number of males in guenon groups. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 84-96.
- Cords M. 2002. Friendship among adult female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Behaviour* 139:291-314.
- Cords M y Aureli F. 2000. Reconciliation and relationship qualities. In: Aureli F y de Waal FBM, editors. *Natural Conflict Resolution*. Berkeley: University of California Press. p 177-198.
- Corewyn LC. 2005. Proximity patterns in the central american black howler (*Alouatta pigra*) at Monkey River, Belize. PhD Thesis. Calgary, Alberta, University of Calgary.
- Cornick LA y Marrowitz H. 2002. Diurnal vocal patterns of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) at Lamanai, Belize. *J Mammal* 83:159-166.
- Cortés-Ortiz L. 1998. Sistema de apareamiento y comportamiento sexual del mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*) en Semilibertad. Xalapa, Ver: MSc Thesis, Instituto de Neuroetología.
- Cortés-Ortiz L y Morales MM. 1996. Consideraciones sobre la organización y el sistema de apareamiento de un grupo de monos aulladores (*Alouatta palliata*). *Neotrop Primates* 4:59-61.
- Cortés-Ortiz L, Bermingham E, Rico C, Rodríguez-Luna E, Sampaio I, y Ruiz-García M. 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Mol Phylogenet Evol* 26:64-81.
- Cowlshaw G y Dunbar RIM. 1991. Dominance rank and mating success in male primates. *Anim Behav* 41:1045-1056.
- Cristóbal-Azkarate J. 2003. Determinación de la capacidad de carga de un hábitat y evaluación de la capacidad de adaptación conductual y social de los monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*). PhD Thesis. Universitat de Barcelona.

- Cristóbal-Azkarate J, Dias PAD, y Veà JJ. 2004. Causes of Intraspecific aggression in *Alouatta palliata mexicana*: Evidence from injuries, demography, and habitat. *Int J Primatol* 25:939-953.
- Cristóbal-Azkarate J, Veà JJ, Asensio-Herrero N, y Rodríguez-Luna E. 2005. Biogeographical and Floristic predictors of the presence and abundance of mantled howlers (*Alouatta palliata mexicana*) in rainforest fragments at Los Tuxtlas, Mexico. *Am J Primatol* 67:209-222.
- Cristóbal-Azkarate J, Chavira R, Boeck L, Rodríguez-Luna E, y Veà JJ. 2006. Testosterone levels of free-ranging resident mantled howler monkey males in relation to the number and density of solitary males: A test of the challenge hypothesis. *Horm Behav* 49:261-267.
- Crockett CM. 1984. Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition. In: Small MF, editor. *Female Primatologists: Studies by Women Primatologists*. New York: Alan R. Liss.
- Crockett CM. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *Int J Primatol* 19:549-578.
- Crockett CM. 2003. Re-evaluating the sexual selection hypothesis for infanticide by *Alouatta* males. In: Jones CB, editor. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions* Norman, OK American Society of Primatologists. Norman, OK: American Society of Primatologists. p 327-365.
- Crockett CM y Sekulic R. 1984. Infanticide in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). In: Hausfater G y Blaffer-Hrdy S, editors. *Infanticide Comparative and Evolutionary Perspectives*. New York: Aldine Publishing Company. p 173-191.
- Crockett CM y Eisenberg JF. 1987. Howlers: Variations in group size and demography. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, y Struhsaker TT, editors. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 54-68.
- Crockett CM y Pope TR. 1988. Inferring patterns of aggression from red howler monkey injuries. *Am J Primatol* 15:289-308.
- Crockett CM y Pope TR. 1993. Consequences of sex differences in dispersal for red howler monkeys. In: Pereira ME y Fairbanks LA, editors. *Juvenile Primates: Life History, Development and Behavior*. New York: Oxford University Press. p 104-118.
- Crockett CM y Janson CH. 2000. Infanticide in red howlers: Female group size, male membership, and a possible link to folivory. In: van Schaik CP y Janson CH, editors. *Infanticide by Males and Its Implications*. Cambridge: Cambridge University Press. p 75-98.
- Crook JH. 1972. Sexual selection, dimorphism, and social organization in primates. In: Campbell B, editor. *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*. Chicago: Aldine. p 231-281.

- Crook JH y Gartlan JS. 1966. Evolution of primate societies. *Nature* 210:1200-1203.
- Curtin RA. 1981. Strategy and tactics in male gray langur competition. *J Hum Evol* 10:245-253.
- da Silva ECjr. 1981. A preliminary survey of brown howler monkeys (*Alouatta fusca*) at the Cantareira Reserve, São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 41:897-909.
- Datta SB. 1989. Demographic Influences on dominance structure among female primates. In: Standen V y Foley RA, editors. *Comparative Socioecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p 265-284.
- Datta SB y Beauchamp G. 1991. Effects of group demography on dominance relationships among female primates. I. Mother-daughter and sister-sister relations. *Am Nat* 138:201-226.
- Davies AG, Oates JF, y Dasilva GL. 1999. Patterns of frugivory in three West African colobine monkeys. *Int J Primatol* 20:327-357.
- Davies NB. 1995. Mating systems. In: Krebs JR y Davies NB, editors. *Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell Science. p 263-294.
- de Oliveira DAG y Ades C. 1998. Proximity and grooming interactions as indicators of the social organization of brown howling monkeys (*Alouatta fusca clamitans*). *Neotrop Primates* 6:115-118.
- de Oliveira MS. 2001. Sexual inhibition and inbreeding avoidance in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatol* 72:174-175.
- De Ruiter JR, van Hooff JARAM, y Scheffrahn W. 1994. Social and genetic aspects of paternity in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour* 129:203-224.
- de Waal FBM. 1982. *Chimpanzee Politics*. London: Jonathan Cape.
- de Waal FBM. 1986. The integration of dominance and social bonding in primates. *Q Rev Biol* 61:459-479.
- de Waal FBM. 1989. Dominance 'style' and primate social organization. In: Standen V y Foley RA, editors. *Comparative Socioecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p 243-263.
- de Waal FBM. 1992. Coalitions as part of reciprocal relations in the Arnhem chimpanzee colony. In: Harcourt AH y de Waal FBM, editors. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford University Press. p 233-257.
- de Waal FBM. 1996. Conflict as negotiation. In: McGrew WC, Marchant LF, y Nishida T, editors. *Great Ape Societies*. Cambridge: Cambridge University Press. p 159-172.

- de Waal FBM. 2000. The first kiss. In: Aureli F y de Waal FBM, editors. Natural Conflict Resolution. Berkeley: University of California Press. p 15-33.
- Defler TR. 1981. The density of *Alouatta seniculus* in the eastern llanos of Colombia. *Primates* 22:564-569.
- DeGusta D y Milton K. 1998. Skeletal pathologies in a population of *Alouatta palliata*: Behavioral, ecological, and evolutionary implications. *Int J Primatol* 19:615-650.
- Demarest WJ. 1977. Incest avoidance among human and nonhuman primates. In: Chevalier-Skolnicoff S y Poirier FE, editors. Primate Biosocial Development: Biological, Social and Ecological Determinants. New York: Garland Publishing.
- Di Fiori A y Rendall D. 1994. Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *P Natl Acad Sci Usa* 91:9941-9945.
- Di Fiori A. 2003. Molecular genetic approaches to the study of primate behavior, social organization, and reproduction. *Yearb Phys Anthropol* 46:62-99.
- Di Fiori A y Fleischer RC. 2005. Social behavior, reproductive strategies, and population genetic structure of *Lagothrix lagotricha poeppigii*. *Int J Primatol* 26:1137-1173.
- Di Fiori A y Campbell CJ. 2007. The atelines: Variation in ecology, behavior, and social organization. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, y Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 155-185.
- Diario Oficial de la Nación. 1998. Decreto presidencial de la reserva de la biosferea 'Los Tuxtlas'. Tomo DXLII, No 16.
- Dias PAD. 2002. Alterações na estrutura das relações sociais num grupo de macacos uivadores de manto (*Alouatta palliata mexicana*): Estudo dos machos de uma comunidade na Ilha de Agaltepec, Município de Catemaco, Veracruz, México. MSc Thesis. ISCSP, Universidade Técnica de Lisboa.
- Dias PAD. 2005. Observation of parturition in the mexican mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) on the Island of Agaltepec, Veracruz State, Mexico. *Am J Primatol* 65:93-98.
- Dias PAD y Rodríguez-Luna E. 2003. Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata mexicana* (Isla Agaltepec, Veracruz, México). *Neotrop Primates* 11:161-164.
- Dias PAD y Rodríguez-Luna E. 2005. Association patterns and subgroup formation among mantled howler monkey males (*Alouatta palliata mexicana*). *Folia Primatol* 76:49.
- Dias PAD y Rodríguez-Luna E. 2006. Seasonal changes in associative behavior and subgrouping of mantled howler monkey males living on an island. *Int J primatol*. DOI: 10.1007/s10764-006-9088-2

- Dietz JM y Baker AJ. 1993. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. Anim Behav 46:1067-1078.
- Dirzo R y Garcia MC. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. Conserv Biol 6:84-90.
- Dittus WPJ, Keane B, y Melnick DJ. 2001. The effects of age and rank on the reproductive success of wild male toque macaques, *Macaca sinica*. XVIIIth Congress of the International Primatological Society. Adelaide, Australia.
- Dixson AF. 1987. Observations on the evolution of the genitalia and copulatory behaviour in male primates. J Zool 213:423-443.
- Dixson AF. 1993. Sexual selection, sperm competition and the evolution of sperm length. Folia Primatol 61:221-227.
- Dixson AF. 1998. Primate Sexuality. Oxford: Oxford University Press.
- Dobson FS. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. Anim Behav 30:1183-1192.
- Dobzhansky T. 1970. Genetics of the Evolutionary Process. New York: Columbia University Press.
- Drickamer LC y Vessey SH. 1973. Group changing in free-ranging male rhesus monkeys. Primates 14:359-368.
- Dunbar RIM. 1984. Reproductive Decisions: An Economic Analysis of Gelada Baboon Social Strategies. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Dunbar RIM. 1988. Primate Social Systems. London: Cromhelm.
- Dunbar RIM. 2000. Male Mating Strategies: A modeling approach. In: Kappeler PM, editor. Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition. Cambridge: Cambridge University Press. p 259-268.
- Eisenberg JF, Muckenhirn NA, y Rudran R. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. Science 176:863-874.
- Ellsworth JA. 2000. Molecular evolution, social structure, and phylogeography of the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*). PhD Thesis. Reno, University of Nevada.
- Elwood RW y Kennedy HF. 1994. Selective allocation of parental and infanticidal responses in rodents: A review of mechanisms. In: Parmigiani S y vom Saal FS, editors. Infanticide and Parental Care. Chur (Switzerland): Harwood. p 397-425.

- Emlen ST y Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Engelhardt A, Hodges JK, Niemitz C, y Heistermann M. 2005. Female sexual behavior, but not sex skin swelling, reliably indicates the timing of the fertile phase in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Horm Behav* 47:195-204.
- Escobar-Páramo P. 1999. Inbreeding avoidance and the evolution of male mating strategies. PhD Thesis. Stony Brook, State University of New York.
- Estrada A. 1982. Survey and census of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. *Am J Primatol* 2:363-372.
- Estrada A. 1984. Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Int J Primatol* 5:105-131.
- Estrada A y Coates-Estrada R. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *Int J Primatol* 17:759-783.
- Estrada A, Juan-Solano S, Ortiz-Martínez T, y Coates-Estrada R. 1999. Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *Am J Primatol* 48:167-183.
- Estrada A, Castellanos L, García Y, Franco B, Muñoz D, Ibarra A, Rivera A, Fuentes E, y Jiménez C. 2002. Survey of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, population at the Mayan site of Palenque, Chiapas, Mexico. *Primates* 43[1], 51-58.
- Estrada A, Luecke L, Van Belle S, French K, Muñoz D, García Y, Castellanos L, y Mendoza A. 2002. The black howler monkey (*Alouatta pigra*) and spider monkey (*Ateles geoffroyi*) in the Mayan Site of Yaxchilán, Chiapas, Mexico. A preliminary survey. *Neotrop Primates* 10:89-95.
- Estrada A, Luecke L, Van Belle S, Barrueta E, y Meda MR. 2004. Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and Yaxchilán, Mexico and Tikal, Guatemala. *Primates* 45:33-39.
- Fashing PJ. 2007. African colobine monkeys: Patterns of between-group interaction. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, y Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 201-224.
- Fedigan LM. 1983. Dominance and reproductive success. *Yearb Phys Anthropol* 26:91-129.
- Fedigan LM. 1986. Demographic trends in the *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus* populations of Santa Rosa National Park, Costa Rica. In: Else JG y Lee PC, editors. *Primate Ecology and Conservation*, Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press. p 287-293.
- Fedigan LM y Baxter MJ. 1984. Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates* 25:279-294.

- Fedigan LM, Fedigan L, y Chapman CA. 1985. A census of *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus* in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Brenesia* 23:309-322.
- Fedigan LM, Rose LM, y Avila RM. 1998. Growth of mantled howler groups in a regenerating costa rican dry forest. *Int J Primatol* 19:405-431.
- Fedigan LM y Jack K. 2001. Neotropical primates in a regenerating costa rican dry forest: A comparison of howler and capuchin population patterns. *Int J Primatol* 22:689-713.
- Field M y Guatelli-Steinberg D. 2003. Dispersal and the inbreeding avoidance hypothesis. *Primate Rep* 67:7-60.
- Fietz J, Zischler H, y Schwiegk C. 2000. High rates of extra-pair young in the pairliving fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Behav Ecol Sociobiol* 49:8-17.
- Fisher RA. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press.
- Ford SM. 1986. Systematics of the New World monkeys. In: Swindler DR y Erwin J, editors. *Comparative Primate Biology, Volume 1: Systematics, Evolution and Anatomy*. New York: A. R. Liss. p 73-135.
- Ford SM. 1994. Evolution of sexual dimorphism in body weight in platyrrhines. *Am J Primatol* 34:221-244.
- Ford SM. 2005. The biogeographic history of Mesoamerican primates. In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M, y Luecke L, editors. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. New York: Springer. p 81-114.
- Ford SM y Davies LC. 1992. Systematics and body size: Implications for feeding adaptations in New World monkeys. *Am J Phys Antropol* 88:415-468.
- Fornasieri I y Roeder JJ. 1992. Marking behavior in two lemur species (*L. fulvus* and *L. macaco*): Relation to social status, reproduction, aggression, and environmental change. *Folia Primatol* 59:137-148.
- Fox EA. 2002. Female tactics to reduce harrassment in the Sumatran orangutan (*Pongo pygmaeus abelii*). *Behav Ecol Sociobiol* 52:93-101.
- Freese C. 1976. Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, and *Cebus capucinus* in the Costa Rican dry forest. In: Thorington RW y Heltne PG, editors. *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*. Washington, DC: National Academy of Sciences. p 4-9.
- Froehlich JW y Froehlich PH. 1986. Dermatoglyphics and subspecific systematics of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). In: Taub DM y King FA, editors. *Current Prespectives in Primate Biology*. New York: Van Nostrand and Reinhold. p 107-121.

- Froehlich JW y Froehlich PH. 1987. The status of Panama's endemic howling monkeys. *Primate Conserv* 8:58-62.
- Fuentes A. 2007. Social organization: Social systems and the complexities in understanding the evolution of primate behavior. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, y Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 609-621.
- Futuyma DJ. 1998. *Evolutionary Biology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Gagneux P, Boesch C, y Woodruff DS. 1999. Female reproductive strategies, paternity and community structure in wild West African chimpanzees. *Anim Behav* 57:19-32.
- Gammell MP, de Vries H, Jennings DJ, Carlin CM, y Hayden TJ. 2003. David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Anim Behav* 66:601-605.
- Garber PA, Moya L, y Malaga C. 1984. A preliminary field study of the moustached tamarin monkey (*Saguinus mystax*) in northeastern Peru: Questions concerned with the evolution of a communal breeding system. *Folia Primatol* 42:17-32.
- Garcia MS. 2001. *Macacos uivadores, análise do seu comportamento e organização social*. Lisboa: Instituto Superior de Ciências Sociais e Políticas.
- Gaulin SJC y Gaulin CK. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *Int J Primatol* 3:1-32.
- Geissert DK. 2004. La geomorfología. In: Guevara SS, Laborde JD, y Sánchez-Ríos G, editors. *Los Tuxtlas: El Paisaje de la Sierra*. Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. p 159-178.
- Gentry AH. 1892. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-85.
- Gillespie TR y Chapman CA. 2001. Determinants of group size in the red colobus monkey (*Procolobus badius*): an evaluation of the generality of the ecological-constraints model. *Behav Ecol Sociobiol* 50:329-338.
- Glander KE. 1975. *Habitat and resource utilization: An ecological view of social organization in mantled howling monkeys*. Chicago: PhD Thesis, University of Chicago.
- Glander KE. 1978. Howling monkey feeding behaviour and plant secondary compounds: A study of strategies. In: Montgomery GG, editor. *Ecology of Arboreal Folivores*. Washington: Smithsonian Institution Press. p 561-574.
- Glander KE. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *Am J Phys Antropol* 53:25-36.

- Glander KE. 1992. Dispersal patterns in costa rican mantled howling monkeys. *Int J Primatol* 13:415-436.
- Glander KE. 2005. Average body weight for mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*): An assessment of average values and variability. In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M, y Luecke L, editors. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. New York: Springer. p 247-263.
- Goldberg TL y Wrangham RW. 1997. Genetic correlates of social behavior in wild chimpanzees: Evidence from mitochondrial DNA. *Anim Behav* 54:559-570.
- Goldsmith SZ y Winkler LA. 1999. Shifting social dynamics in a group of mantled howler monkeys (*A. palliata*) on the Island of Ometepe, Nicaragua. *Am J Phys Antropol Suppl* 28:137.
- Gomendio M y Roldan ERS. 1991. Sperm competition influences sperm size in mammals. *P Roy Soc Lond B* 243:181-185.
- González-Kirchner JP. 1998. Group size and population density of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Muchukux forest, Quintana Roo, Mexico. *Folia Primatol* 69:260-265.
- Goodall J. 1986. *En la Senda del Hombre*. Barcelona: Salvat.
- Goss-Custard JD, Dunbar RIM, y Aldrich-Blacke FPG. 1972. Survival, mating, and rearing in the evolution of primate structure. *Folia Primatol* 17:1-19.
- Gouzoules H y Gouzoules S. 2007. The conundrum of communication. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, y Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 621-635.
- Gómez-Pompa A. 1973. Ecology of the vegetation of Veracruz. In: Graham A, editor. *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. Amsterdam: Elsevier Cientific Publishing Company. p 89-148.
- Grafen A. 1990. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J Theor Biol* 144:473-516.
- Greenwood PJ. 1980. Mating system, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav* 28:1140-1162.
- Gresse M, Lacour MC, Fornasieri I, y Roeder JJ. 1994. Targeting aggression in *Lemur fulvus albifrons*. In: Roeder JJ, Thierry B, Anderson JR, y Herrenschmidt N, editors. *Current Primatology Vol 11: Social Development, Learning, and Behaviour*. Strasbourg: Universite Louis Pasteur. p 233-239.
- Groves CP. 2001. *Primate Taxonomy*. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press.

- Guevara SS, Laborde JD, y Sánchez-Ríos G. 2004. La fragmentación. In: Guevara SS, Laborde JD, y Sánchez-Ríos G, editors. Los Tuxtlas: El Paisaje de la Sierra. Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. p 111-134.
- Hager R. 2003. Reproductive skew models applied to primates. In: Jones CB, editor. Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions. Norman, OK: American Society of Primatologists. p 65-101.
- Hall ER. 1981. The Mammals of North America. Vol.1. New York: John Wiley and Sons.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I, II. J Theor Biol 7:1-52.
- Hamilton WJ y Bulger JB. 1990. Natal male baboon rank rises and successful challenges to resident alpha males. Behav Ecol Sociobiol 26:357-362.
- Harcourt AH. 1978. Strategies of emigration and transfer by primates, with particular reference to gorillas. Z Tierpsychol 48:401-420.
- Harcourt AH, Harvey PH, Larson SN, y Short RV. 1981. Testis weight, body weight and breeding system in primates. Nature 293:55-57.
- Harvey PH, Kavanagh M, y Clutton-Brock TH. 1978. Sexual dimorphism in primate teeth. J Zool 186:474-485.
- Harvey PH y Harcourt AH. 1984. Sperm competition, testes size, and breeding system in primates. In: Smith RL, editor. Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. New York: Academic Press. p 589-600.
- Hausfater G. 1975. Dominance and Reproduction in Baboons (*Papio cynocephalus*): A Quantitative Analysis. Basel: Karger.
- Heltne PG, Turner DC, y Scott NJr. 1976. Comparison of census data on *Alouatta palliata* from Costa Rica and Panama. In: Thorington RW y Heltne PG, editors. Neotropical Primates: Field Studies and Conservation. Washington, DC: National Academy of Sciences Press. p 10-19.
- Hemelrijk CK. 1999. An individual-orientated model of the emergence of despotic and egalitarian societies. P Roy Soc Lond B266:361-369.
- Hemelrijk CK. 2002a. Self-organization and natural selection in the evolution of complex despotic societies. Biological Bulletin 202:283-288.
- Hemelrijk CK. 2002b. Self-organizing properties of primate social behavior: A hypothesis for intersexual rank overlap in chimpanzees and bonobos. Evol Anthropol 1:91-94.
- Henzi P, Lycett JE, y Weingrill T. 1998. Mate guarding and risk assessment by male mountain baboons during inter-troop encounters. Anim Behav 55:1421-1428.

- Henzi P y Barret L. 2002. Infants as a commodity in a baboon market. *Anim Behav* 63:915-921.
- Henzi SP y Lucas JW. 1980. Observations on the inter-troop movement of adult vervet mon keys (*Cercopithecus aethiops*). *Folia Primatol* 33:220-235.
- Heymann EW. 2000. The number of males in callitrichine groups and its implications for callitrichine social evolution. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 64-71.
- Hill DA y van Hooff JARAM. 1994. Affiliative relationships between males in groups of nonhuman primates: A summary. *Behaviour* 130:143-149.
- Hill WCO. 1962. *Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy*. Vol. 4 Cebidae, Part B. New York: Interscience.
- Horwich RH y Gebhard K. 1983. Roaring rythms in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) of Belize. *Primates* 24:290-296.
- Horwich RH, Brockett RC, y Jones CB. 2000. Alternative male reproductive behaviors in the belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*). *Neotrop Primates* 8:95-98.
- Horwich RH, Brockett RC, James RA, y Jones CB. 2001. Population structure and group productivity of the belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*): Implications for female socioecology. *Primate Rep* 61:47-64.
- Hrdy SB. 1974. Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis eltellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatol* 22:19-58.
- Hsu MJ, Lin JF, Chen LM, y Agoramoorthy G. 2002. Copulation calls in male Formosan macaques: Honest signals of male quality? *Folia Primatol* 73:220-223.
- Isbell LA. 1991. Contest and scramble competition: Patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behav Ecol* 2:143-155.
- Isbell LA. 2004. Is there no place like home? Ecological bases of female dispersal and philopatry and their consequences for the formation of kin groups. In: Chapais B y Berman CM, editors. *Kinship and Behavior in Primates*. Oxford: Oxford University Press. p 71-108.
- Isbell LA y van Vuren D. 1996. Differential costs of locational and social dispersal and their consequences for female group-living primates. *Behaviour* 133:1-36.
- Isbell LA y Pruett JD. 1998. Differences between vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) in agonistic interactions between adult females. *Int J Primatol* 19:837-855.

- Isbell LA, Pruett JD, y Young TP. 1998. Movements of vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*). Behav Ecol Sociobiol 42:123-133.
- Isbell LA y Enstam KL. 2002. Predator (in)sensitive foraging in sympatric female vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*): A test of ecological models of group dispersion. In: Miller LE, editor. Eat or be Eaten: Predator Sensitive Foraging among Primates. New York: Cambridge University Press. p 154-168.
- Isbell LA y Young TP. 2002. Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities and some directions for future clarity. Behaviour 139:177-202.
- Itani J. 1972. A preliminary essay on the relationship between social organisation and incest avoidance in nonhuman primates. In: Poirier FE, editor. Primate Socialization. New York: Random House. p 165-171.
- Itoigawa N. 1993. Social conflict in adult male relationships in a free-ranging group of Japanese monkeys. In: Mason WA y Mendoza SP, editors. Primate Social Conflict. Albany, NY: State University of New York Press. p 145-169.
- Izar P. 2004. Female social relationships of *Cebus apella nigrinus* in a southeastern Atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. Behaviour 141:71-99.
- Izawa K. 1976. Group sizes and compositions of monkeys in the upper Amazon basin. Primates 17:367-399.
- Izawa K y Nishimura A. 1988. Primate fauna at the study site. Field Studies of New World Monkeys at La Macarena, Colombia 1:5-11.
- Jack K. 2003. Males on the move: Evolutionary explanations of secondary dispersal by male primates. Primate Rep 67:61-83.
- Jack K y Fedigan LM. 2004a. Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus* Part 1: Patterns and causes of natal emigration. Anim Behav 67:761-769.
- Jack K y Fedigan LM. 2004b. Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus* Part 2: Patterns and causes of secondary dispersal. Anim Behav 67:771-782.
- Jack K y Fedigan LM. 2005. Why be alpha male? Dominance and reproductive success in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M, y Luecke L, editors. New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation. New York: Springer. p 367-386.
- Janson CH. 1984. Female choice and mating system of the brown capuchin monkey *Cebus apella* (Primates: Cebidae). Z Tierpsychol 65:177-200.

- Janson CH. 1988. Intra-specific food competition and primate social structure: A synthesis. *Behaviour* 105:1-17.
- Janson CH. 1992. Evolutionary ecology of primate social structure. In: Smith EA y Winterhalder B, editors. *Evolutionary Ecology and Human Behavior*. New York: Aldine de Gruyter. p 95-130.
- Janson CH. 2000. Primate socio-ecology: The end of a golden age. *Evol Anthropol* 9:73-86.
- Janson CH y van Schaik CP. 1988. Recognizing the many faces of primate food competition: Methods. *Behaviour* 105:165-186.
- Janson CH y Goldsmith ML. 1995. Predicting group size in primates: Foraging costs and predation risks. *Behav Ecol* 6:326-336.
- Johnson ML y Gaines MS. 1990. Evolution of dispersal - Theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annu Rev Ecol Syst* 21:449-480.
- Johnstone RA. 2000. Models of reproductive skew: A review and synthesis. *Ethology* 106:5-26.
- Johnstone RA y Cant MA. 1999. Reproductive skew and indiscriminate infanticide. *Anim Behav* 57:243-249.
- Johnstone RA, Woodroffe R, Cant MA, y Wright J. 1999. Reproductive skew in multimember groups. *Am Nat* 153:315-331.
- Jolly A. 1967. Breeding synchrony in wild *Lemur catta*. In: Altmann SA, editor. *Social Communication among Primates*. Chicago, IL: University of Chicago Press. p 3-14.
- Jolly A. 1972. *The Evolution of Primate Behavior*. New York: Macmillan.
- Jolly A. 1998. Pair-Bonding, female aggression and the evolution of lemur societies. *Folia Primatol* 69:1-13.
- Jones CB. 1979. Grooming in the mantled howler monkey *Alouatta palliata* Gray. *Primates* 20:289-292.
- Jones CB. 1980a. The functions of status in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* GRAY: Intraspecific Competition for group membership in a folivorous Neotropical primate. *Primates* 21:389-405.
- Jones CB. 1980b. Seasonal parturition mortality and dispersal in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* Gray. *Brenesia* 17:1-19.
- Jones CB. 1982. A field manipulation of spatial relations among mantled howler monkeys. *Primates* 23:130-134.

- Jones CB. 1983. Social organization of captive black howler monkeys (*Alouatta caraya*): Social competition and the use of non-damaging behaviour. *Primates* 24:25-39.
- Jones CB. 1985. Reproductive patterns in mantled howler monkeys: Estrus, mate choice and copulation. *Primates* 26:130-142.
- Jones CB. 1995. Alternative reproductive behaviour in the mantled monkey (*Alouatta palliata* Gray): Testing Carpenters hypothesis. *Bio Primatology Lat* 5:1-5.
- Jones CB. 2000. *Alouatta palliata* politics: Empirical and theoretical aspects of power. *Primate Rep* 56:3-21.
- Jones CB. 2004. The Number of adult females in groups of polygynous howling monkeys (*Alouatta* spp.): Theoretical inferences. *Primate Rep* 68:7-25.
- Jones CB y Agoramoorthy G. 2003. Alternative reproductive behaviors in primates: Towards general principles. In: Jones CB, editor. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. Norman, OK: American Society of Primatologists. p 139.
- Kappeler PM. 1990. The evolution of sexual size dimorphism in prosimian primates. *Am J Primatol* 21:201-214.
- Kappeler PM. 1993. Sexual selection and lemur social systems. In: Kappeler PM y Ganzhorn JU, editors. *Lemur Social Systems and their Ecological Basis*. New York: Plenum Press. p 223-240.
- Kappeler PM. 1997. Intrasexual selection and testis size in strepsirrhine primates. *Behav Ecol* 8:10-19.
- Kappeler PM. 2000. Primate males: History and Theory. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 3-7.
- Kawecki TJ. 2003. Sex-biased dispersal and adaptation to marginal habitats. *Am Nat* 162:415-426.
- Kay RF, Plavcan JM, Glander KE, y Wright PC. 1988. Sexual selection and canine dimorphism in New World monkeys. *Am J Phys Antropol* 77:385-397.
- Keddy AC. 1986. Female mate choice in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Am J Primatol* 10:125-143.
- Keller L y Reeve HK. 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. *TREE* 9:98-102.
- Keller LF, Arcese P, Smith JNM, Hochachka WM, y Stearns SC. 1994. Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature* 372:356-357.

- Kirkpatrick RC, Long YC, Zhong T, y Xiao L. 1998. Social organization and range use in the yunnan snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti*. *Int J Primatol* 19:13-51.
- Kitchen DM. 2000. Aggression and assessment among social groups of belizean black howler monkeys (*Alouatta pigra*). University of Minnesota.
- Kitchen DM. 2004. Alpha male black howler monkey responses to loud calls: Effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment. *Anim Behav* 67:125-139.
- Kitchen DM, Horwich RH, y James RA. 2004. Subordinate male black howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls: Experimental evidence for the effects of intra-group male relationships and age. *Behaviour* 141:703-723.
- Kitchen DM. 2006. Experimental test of female black howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls from potentially infanticidal males: Effects of numeric odds, vulnerable offspring, and companion behavior. *Am J Phys Antropol* 131:73-83.
- Klein LL. 1974. Agonistic behaviour in Neotropical primates. In: Holloway RL, editor. *Primate Aggression Territoriality and Xenophobia*. New York: Academic Press. p 77-122.
- Knopff K, Knopff ARA, y Pavelka M. 2004. Observed case of infanticide committed by a resident male central american black howler monkey (*Alouatta pigra*). *Am J Primatol* 63:239-244.
- Koenig A. 2000. Competitive regimes in forest-dwelling Hanuman langur females (*Semnopithecus entellus*). *Behav Ecol Sociobiol* 48:93-109.
- Koenig A. 2002. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *Int J Primatol* 23:759-783.
- Koenig A, Beise J, Chalise MK, y Ganzhorn JU. 1998. When females should contest for food - testing hypotheses about resource density, distribution, size, and quality with Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behav Ecol Sociobiol* 42:225-237.
- Koenig A, Larney E, Lu A, y Borries C. 2004. Agonistic behavior and dominance relationships in female phayre's leaf monkeys - Preliminary results. *Am J Primatol* 64:351-357.
- Kokko H y Johnstone RA. 1999. Social queuing in animal societies: A dynamic model of reproductive skew. *P Roy Soc Lond B* 266:1-8.
- Korstjens AH, Sterck EHM, y Noë R. 2002. How adaptive or phylogenetically inert is primate social behaviour? A test with two sympatric colobines. *Behaviour* 139:203-225.
- Kovacovsky S. 2002. Proximity patterns of adult female mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*): Evidence for female-bonding. *Am J Phys Antropol* 57:24-25.

- Kowalewski MM, Bravo SP, y Zunino GE. 1995. Aggression between *Alouatta caraya* males in forest patches in northern Argentina. *Neotrop Primates* 3.
- Krebs CJ. 1989. *Ecological Methodology*. New York: HarperCollins.
- Krebs JR y Davies NB. 1981. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Kuester J y Paul A. 1992. Influence of male competition and female mate choice on male mating success in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Behaviour* 120:192-217.
- Kuester J y Paul A. 1997. Group fission in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at "Affenberg Salem.". *Int J Primatol* 18:941-966.
- Kumar A y Kurup GU. 1985. Sexual behavior of the lion-tailed macaque, *Macaca silenus*. In: Heltne PG, editor. *The Lion-tailed Macaque: Status and Conservation*. New York: Alan R. Liss. p 109-130.
- Kummer H. 1968. *Social organization of Hamadryas baboons*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kummer H. 1971. Spacing mechanisms in social behaviour. In: Eisenberg JF y Dillon M, editors. *Man and Beast, Comparative Social Behaviour*. Washington: Smithsonian Press. p 220-234.
- Kutsukake N y Nunn CL. 2006. Comparative tests of reproductive skew in male primates: The roles of demographic factors and incomplete control. *Behav Ecol Sociobiol* 60:695-706.
- Laborde JD. 2004. La reserva de la biosfera. In: Guevara SS, Laborde JD, y Sánchez-Ríos G, editors. *Los Tuxtlas: El Paisaje de la Sierra*. Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. p 271-279.
- Launhardt K, Borries C, Hardt C, Epplen JT, y Winkler P. 2001. Paternity analysis of alternative male reproductive routes among the langurs (*Semnopithecus entellus*) of Ramnagar. *Anim Behav* 61:53-64.
- Lee PC. 1994. Social structure and evolution. In: Slater PB y Halliday TR, editors. *Behaviour and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. p 266-303.
- Lehmann L y Perrin N. 2003. Inbreeding avoidance through kin recognition: Choosy females boost male dispersal. *Am Nat* 162:638-652.
- Leighton M y Leighton DR. 1982. The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch: Howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado island. *Biotropica* 14:81-90.

- Leutenegger W y Kelly JT. 1977. Relationship of sexual dimorphism in canine size and body size to social, behavioural and ecological correlates in anthropoid primates. *Primates* 18:117-136.
- Lindenfors P. 2002. Phylogenetic analysis of sexual size dimorphism. PhD Thesis. University of Stockholm.
- Lippold LK. 1988. A census of primates in Cabo Blanco Absolute Nature Reserve, Costa Rica. *Brenesia* 29:101-105.
- Lippold LK. 1989. A wet season census of primates at Cabo Blanco Absolute Nature Reserve, Costa Rica. *Brenesia* 31:93-97.
- Lyles AM y Dobson AP. 1988. Dynamics of provisioned and unprovisioned primate populations. In: Fa JE y Southwick CH, editors. *Ecology and Behavior of Food-Enhanced Primate Groups*. New York: Alan R. Liss, Inc. p 167-198.
- Makov E y Bittles AH. 1987. On the choice of mathematical models for the estimation of lethal gene equivalents in man. *Heredity* 57:377-380.
- Mandujano S, Escobedo-Morales L, Palacios R, y Rodríguez-Toledo EM. 2004. A metapopulation approach to conservation of howler monkeys in highly altered landscapes in Mexico: increase patch size or set up inter-patch connectivity? *Am j primatol* 62[Suppl.], 78-79.
- Mandujano S, Escobedo-Morales L, Palacios-Silva R, Arroyo-Rodríguez V, y Rodríguez-Toledo EM. 2005. A metapopulation approach to conserving howler monkey in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, Mexico. In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M, y Luecke L, editors. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. New York: Springer. p 513-538.
- Manson JH. 1992. Measuring female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. *Curr Anthropol* 38:353-374.
- Manson JH. 2007. Mate choice. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, y Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 447-463.
- Marsh C. 1979. Female transference and mate choice among Tana River red colobus, *Colobus badius rufomitratu*s. *Nature* 281:568-569.
- Martin P y Bateson PP. 1993. *Measuring Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mason WA. 1993. The nature of social conflict: A psycho-ethological perspective. In: Mason WA y Mendoza SP, editors. *Primate Social Conflict*. Albany, NY: State University of New York Press. p 13-47.

- Mathy JW y Isbell LA. 2001. The relative importance of size of food and interfood distance in eliciting aggression in captive rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Folia Primatol* 72:268-277.
- Maynard-Smith J. 1964. Group Selection and Kin Selection. *Nature* 201:1145-1146.
- McFarland MJ y Symington MM. 1987. Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys: when daughters disperse. *Behav Ecol Sociobiol* 20:421-425.
- Mehlman P. 1986. Male intergroup mobility in a wild population of the Barbary macaque, *Macaca sylvanus*, Ghomaran Rif Mountains, Morocco. *Am J Primatol* 10:67-81.
- Meikle DB y Vessey SH. 1981. Nepotism among rhesus monkey brothers. *Nature* 294:160-161.
- Melnick DJ, Pearl MC, y Richard AF. 1984. Male migration and inbreeding avoidance in wild rhesus monkeys. *Am J Primatol* 7:229-243.
- Melnick DJ y Pearl MC. 1987. Cercopithecines in multimale groups: genetic diversity and population structure. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, y Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: Chicago University Press. p 121-134.
- Mendes SL. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia* 6:71-104.
- Mendoza SP. 1993. Social conflict on first encounters. In: Mason WA y Mendoza SP, editors. *Primate Social Conflict*. Albany, NY: State University of New York Press. p 85-110.
- Méndez-Carvajal PG, Santamaría M, y Moreno RA. 2005. An observation of agonistic behavior in howler monkeys (*Alouatta palliata*) on Barro Colorado Island, Panama. *Neotrop Primates* 13:30-32.
- Milton K. 1980. *The Foraging Strategy of Howler Monkeys; A Study of Primate Economics*. New York: Columbia University Press.
- Milton K. 1982. Dietary quality and population regulation in a howler monkey population. In: Leigh EG, Rand AS, y Windsor DM, editors. *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. p 273-289.
- Milton K. 1984. Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). *Int J Primatol* 5:491-514.
- Milton K. 1985a. Mating patterns of woolly spider monkeys, *Brachyteles arachnoides*: Implications for female choice. *Behav Ecol Sociobiol* 17:53-59.

- Milton K. 1985b. Multimale mating and absence of canine tooth dimorphism in woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides*). *Am J Phys Antropol* 68:519-523.
- Milton K. 1998. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): Energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *Int J Primatol* 19:513-547.
- Milton K y Mittermeier RA. 1977. A brief survey of the primates of Coiba Island, Panama. *Primates* 18:931-936.
- Mitani JC. 1985. Mating behaviour of male orangutans in the Kutai Game Reserve, Indonesia. *Anim Behav* 35:392-402.
- Mitani JC. 2006. Reciprocal exchange in chimpanzees and other primates. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin: Springer. p 107-119.
- Mitani JC, Gros-Louis J, y Richards AF. 1996a. Sexual dimorphism, the operational sex ratio, and the intensity of male competition in polygynous primates. *Am Nat* 147:966-980.
- Mitani JC, Gros-Louis J, y Manson JH. 1996b. Number of males in primate groups: Comparative tests of competing hypotheses. *Am J Primatol* 38:315-332.
- Mitani JC, Merriwether A, y Zhang C. 2000. Male affiliation, cooperation and kinship in wild chimpanzees. *Anim Behav* 59:885-893.
- Mitani JC y Watts DP. 2001. Why do chimpanzees hunt and share meat? *Anim Behav* 61:915-924.
- Mitani JC, Watts DP, Pepper JW, y Merriwether A. 2002. Demographic and social constraints on male chimpanzee behaviour. *Anim Behav* 64:727-737.
- Mitchell CL. 1990. The ecological basis for female social dominance: A behavioral study of the squirrel monkey. PhD Thesis. Princeton, Princeton University.
- Mitchell CL, Boinski S, y van Schaik CP. 1991. Competitive regimes and female bonding in two species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii* and *S. sciureus*). *Behav Ecol Sociobiol* 28:55-60.
- Mittermeier RA. 1973. Group activity and population dynamics of the howler monkey on Barro Colorado Island. *Primates* 14:1-19.
- Mitton JB. 1993. Theory and data pertinent to the relationship between heterozygosity and fitness. In: Thornhill NW, editor. *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding: Theoretical and Empirical Perspectives*. Chicago: University of Chicago Press. p 17-41.
- Modahl KB y Eaton GG. 1977. Display behavior in a confined troop of Japanese macaques. *Anim Behav* 25:535.

- Moore J y Ali R. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Anim Behav* 32:94-112.
- Mori A. 1979. Analysis of population changes by measurement of body weight in the Koshima troop of Japanese macaques. *Primates* 20:371-397.
- Morin PA, Moore JJ, Chakraborty R, Jin L, Goodall J, y Woodruff DS. 1994. Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees. *Science* 265:1193-1201.
- Møller AP. 1988. Ejaculate quality, testes size and sperm competition in primates. *J Hum Evol* 17:479-488.
- Muller MN y Wrangham RW. 2004. Dominance, cortisol and stress in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behav Ecol Sociobiol* 55:332-340.
- Muroyama Y, Imae H, y Okuda K. 2000. Radio tracking of a male japanese macaque emigrated from its group. *Primates* 35:1-356.
- Murphy PG y Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annu Rev Ecol Syst* 17:67-88.
- Napier JR y Napier PH. 1967. *A Handbook of the Living Primates: Morphology, Ecology, and Behaviour of Nonhuman Primates*. London: Academic Press.
- Napier JR y Napier PH. 1985. *The Natural History of Primates*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Neville MK. 1968. A free-ranging rhesus monkey group lacking males. *J Mammal* 49:771-778.
- Neville MK. 1972a. The population structure of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Trinidad and Venezuela. *Folia Primatol* 17:56-86.
- Neville MK. 1972b. Social relations within troops of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Folia Primatol* 18:47-77.
- Newton-Fisher NE. 1999. Association by male chimpanzees: A social tactic? *Behaviour* 136:705-730.
- Newton PN. 1988. The variable social organization of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*), infanticide, and the monopolization of females. *Int J Primatol* 9:59-77.
- Nievergelt CM, Mutschler T, Feister ATC, y Woodruff DS. 2002. Social system of the Alaotran gentle lemur (*Hapalemur griseus alaotrensis*): Genetic characterization of group composition and mating system. *Am J Primatol* 57:157-176.
- Nishida T. 1983. Alpha status and agonistic alliance in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Primates* 24:318-336.

- Nishida T y Hiraiwa-Hasegawa M. 1984. Behaviour of an adult male in a one-male unit group of chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. *Int J Primatol* 5:367.
- Nishida T y Hosaka K. 1996. Coalition strategies among adult male chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. In: McGrew WC, Marchant LF, y Nishida T, editors. *Great Ape Societies*. Cambridge: Cambridge University Press. p 114-134.
- Nishida T y Hiraiwa-Hasegawa M. 1987. Chimpanzees and bonobos: Cooperative relationships among males. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, y Struhsaker TT, editors. *Primate Societies*. Chicago: Chicago University Press. p 165-177.
- Noë R. 1992. Alliance formation among male baboons: Shopping for profitable partners. In: Harcourt AH y de Waal FBM, editors. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford University Press. p 285-321.
- Noë R. 1999. Dispersal patterns of three West-African colobus species. *Primate Eye* 69, 13-14.
- Noë R. 2006. Digging for the roots of trading. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin: Springer. p 233-261.
- Noë R y Sluijter AA. 1990. Reproductive tactics of male savanna baboons. *Behaviour* 113:117-170.
- Noë R y Hammerstein P. 1994. Biological markets. *TREE* 10:336-339.
- Nunn CL. 1999a. The number of males in primate social groups: A comparative test of the socioecological model. *Behav Ecol Sociobiol* 46:1-13.
- Nunn CL. 1999b. The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Anim Behav* 58:229-246.
- Nunn CL y van Schaik CP. 2000. Social evolution in primates: The Relative roles of ecology and intersexual conflict. In: van Schaik CP y Janson CH, editors. *Infanticide by Males and Its Implications*. Cambridge: Cambridge University Press. p 388-412.
- Nunn CL y Altizer SM. 2004. Sexual selection, behaviour and sexually transmitted diseases. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press. p 117-130.
- Ohsawa H. 2003. Long-term study of the social dynamics of patas monkeys (*Erythrocebus patas*): Group male supplanting and changes to the multi-male situation. *Primates* 44:99-107.

- Okamoto K, Matsumura S, y Watanabe K. 2000. Life history and demography of wild moor macaques, *Macaca maurus*: Summary of ten years of observations. *Am J Primatol* 52:1-11.
- Olupot W y Waser PM. 2001. Correlates of intergroup transfer in male grey-cheeked mangabeys. *Int J Primatol* 22:169-187.
- Ostro LET, Silver SC, Koontz FW, y Young TP. 2000. Habitat selection by translocated black howler monkeys in Belize. *Anim Conserv* 3:175-181.
- Packer C. 1977. Reciprocal altruism in olive baboons. *Nature* 265:441-443.
- Packer C. 1979a. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Anim Behav* 27:1-36.
- Packer C. 1979b. Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis*. *Anim Behav* 27:37-45.
- Packer C y Pusey AE. 1993. Dispersal, kinship, and inbreeding in African lions. In: Thornhill NW, editor. *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding: Theoretical and Empirical Perspectives*. Chicago: University of Chicago Press. p 375-391.
- Palombit RA. 2000. Infanticide and the evolution of male-female bonds in animals. In: van Schaik CP y Janson CH, editors. *Infanticide by Males and Its Implications*. Cambridge: Cambridge University Press. p 239-268.
- Pandit SA y van Schaik CP. 2003. A model for leveling coalitions among primate males: Toward a theory of egalitarianism. *Behav Ecol Sociobiol* 55:161-168.
- Parga JA. 2002. Male dominance rank reversals during the breeding season in ringtailed lemurs (*Lemur catta*): Changes resulting from female mate choice. *Am J Phys Antropol Suppl* 34:123.
- Parga JA. 2003. Copulatory plug displacement evidences sperm competition in *Lemur catta*. *Int J Primatol* 24:889-899.
- Paul A. 1997. Breeding seasonality affects the association between dominance and reproductive success in non-human male primates. *Folia Primatol* 68:344-349.
- Pavelka M, Brusselers OT, Nowak DM, y Behie AM. 2003. Population reduction and social disorganization in *Alouatta pigra* following a hurricane. *Int J Primatol* 24:1037-1055.
- Pavelka M y Chapman CA. 2005. Population structure of black howlers (*Alouatta pigra*) in southern Belize and responses to hurricane Iris. In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M, y Luecke L, editors. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. New York: Springer. p 143-163.

- Payne HFP, Lawes MJ, y Henzi P. 2003. Competition and the exchange of grooming among female samango monkeys (*Cercopithecus mitis erythrarchus*). *Behaviour* 140:453-471.
- Peláez F, Sánchez S, y Gil-Bürmann C. 1997. Comportamiento sexual y reproductor: Modelos evolutivos y conductuales. In: Peláez F y Veà JJ, editors. *Etología, Bases Biológicas de la Conducta Animal y Humana*. Madrid: Pirámide. p 221-258.
- Pereira ME. 1983. Abortion following the immigration of an adult male baboon (*Papio cynocephalus*). *Am J Primatol* 4:93-98.
- Pereira ME. 1993. Agonistic interactions, dominance relation, and ontogenetic trajectories in ringtailed lemurs. In: Pereira ME y Fairbanks LA, editors. *Juvenile Primates: Life History, Development and Behavior*. New York: Oxford University Press. p 285-305.
- Pereira ME y Weiss ML. 1991. Female mate choice, male migration, and the threat of infanticide in ringtailed lemurs. *Behav Ecol Sociobiol* 28:141-152.
- Pereira ME y Kappeler PM. 1997. Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates. *Behaviour* 134:225-274.
- Pereira ME, Clutton-Brock TH, y Kappeler PM. 2000. Understanding male primates. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 271-277.
- Perrin N y Mazalov V. 1999. Dispersal and inbreeding avoidance. *Am Nat* 154:282-292.
- Perrin N y Mazalov V. 2000. Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *Am Nat* 155:116-127.
- Perrin N y Lehmann L. 2001. Is sociality driven by the costs of dispersal or the benefits of philopatry? A role for kin-discrimination mechanisms. *Am Nat* 158:471-483.
- Perry S. 1996. Female-female social relationships in wild white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *Am J Primatol* 40:167-182.
- Perry S. 1998a. A case report of a male reversal in wild white-faced capuchins *Cebus capucinus*. *Primates* 39:51-70.
- Perry S. 1998b. Male-male social relationships in wild white-faced capuchins. *Behaviour* 135:139-172.
- Phillips-Conroy JE y Jolly CJ. 1981. Sexual dimorphism in two subspecies of Ethiopian baboons (*Papio hamadryas*) and their hybrids. *Am J Phys Antropol* 56:115-129.
- Phillips-Conroy JE, Jolly CJ, y Brett FL. 1991. Characteristics of hamadryas-like male baboons living in anubis troops in the Awash hybrid zone, Ethiopia. *Am J Phys Antropol* 86:353-368.

- Phillips-Conroy JE, Jolly A, Nystrom P, y Hemmalin HA. 1992. Migration of male hamadryas baboons into anubis groups in the Awash National Park, Ethiopia. *Int J Primatol* 13:455-476.
- Plavcan JM. 1999. Mating systems, intrasexual competition and sexual dimorphism in primates. In: Lee PC, editor. *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge: Cambridge University Press. p 241-260.
- Plavcan JM. 2004. Sexual selection, measures of sexual selection, and sexual dimorphism in primates. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press. p 230-252.
- Plavcan JM y van Schaik CP. 1992. Intrasexual competition and canine dimorphism in anthropoid primates. *Am J Phys Antropol* 87:461-477.
- Plavcan JM, van Schaik CP, y Kappeler PM. 1995. Competition, coalitions and canine size in primates. *J Hum Evol* 28:245-276.
- Plavcan JM y van Schaik CP. 1997. Intrasexual competition and body weight dimorphism in anthropoid primates. *Am J Phys Antropol* 103:37-68.
- Pope TR. 1990. The reproductive consequences of the male cooperation in the red howler monkey: Paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. *Behav Ecol Sociobiol* 27:439-446.
- Pope TR. 1992. The influence of dispersal patterns and mating system on genetic differentiation within and between populations of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Evolution* 46:1112-1128.
- Pope TR. 1998. Effects of Demographic Change on Group Kin Structure and Gene Dynamics of Populations of Red Howling Monkeys. *J Mammal* 79:692-712.
- Pope TR. 2000a. The evolution of male philopatry in neotropical monkeys. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 219-235.
- Pope TR. 2000b. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behav Ecol Sociobiol* 48:253-267.
- Preuschoft S y van Schaik CP. 2000. Dominance and communication. In: Aureli F y de Waal FBM, editors. *Natural Conflict Resolution*. Berkeley: University of California Press. p 77-105.
- Printes RC y Strier KB. 1999. Behavioral correlates of dispersal in female muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Int J Primatol* 20:941-960.

- Pruetz JD y Isbell LA. 2000. Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behav Ecol Sociobiol* 49:38-47.
- Pusey AE. 1980. Inbreeding avoidance in chimpanzees. *Anim Behav* 28:543-552.
- Pusey AE y Packer C. 1987. Dispersal and philopatry. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, y Struhsaker TT, editors. *Primate Societies*. Chicago: Chicago University Press. p 250-266.
- Radespiel U, Bruford MW, y Zimmermann E. 2002. Dispersal in a dispersed society: The case of the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Zoology* 105, 28.
- Rajpurohit LS y Sommer V. 1993. Juvenile male emigration from natal onemale troops in Hanuman langurs. In: Pereira ME y Fairbanks LA, editors. *Juvenile Primates: Life History, Development, and Behavior*. New York: Oxford University Press. p 86-103.
- Rajpurohit LS, Sommer V, y Mohnot SM. 1995. Wanderers between harems and bachelor bands: Male Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur in Rajasthan. *Behaviour* 132:255-299.
- Range F y Noë R. 2005. Can simple rules account for the pattern of triadic interactions in juvenile and adult female sooty mangabeys? *Anim Behav* 69:445-452.
- Reed C, O'Brien TG, y Kinnaird MF. 1997. Male social behavior and dominance hierarchy in the Sulawesi crested black macaque (*Macaca nigra*). *Int J Primatol* 18:247-260.
- Reeder DM. 2003. The potential for cryptic female choice in primates: Behavioral, anatomical, and physiological considerations. In: Jones CB, editor. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. Norman, OK: American Society of Primatologists. p 255-303.
- Reeve HK y Ratnieks FLW. 1993. Queenqueen conflict in polygynous societies: Mutual tolerance and reproductive skew. In: Keller L, editor. *Queen Number and Sociality in Insects*. Oxford: Oxford University Press. p 45-85.
- Reeve HK, Emlen ST, y Keller L. 1998. Reproductive sharing in animal societies: Reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behav Ecol* 9:267-278.
- Reeve HK y Keller L. 2001. Tests of reproductive-skew models in social insects. *Annual Review of Entomology* 46:347-385.
- Rendall D y Di Fiori A. 1995. The road less travelled: Phylogenetic perspectives in primatology. *Evol Anthropol* 4:43-52.
- Robbins MM. 1996. Male-male interactions in heterosexual and all-male wild mountain gorilla groups. *Ethology* 102:942-965.

- Robbins MM. 2007. Gorillas: Diversity in ecology and behavior. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, y Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 305-321.
- Robinson JG. 1981. Spatial Structure in foraging groups of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus nigrivittatus*. *Anim Behav* 29:1036-1056.
- Robinson JG. 1988. Group size in wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*) and the reproductive success of males and females. *Behav Ecol Sociobiol* 23:187-197.
- Rodríguez-Toledo EM, Mandujano S, y García-Orduña F. 2003. Relationships between forest fragments and howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in southern Veracruz, Mexico. In: Marsh LK, editor. *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. p 79-97.
- Rodríguez MAR. 1985. Algunos aspectos sobre comportamiento, alimentacion y nivel de poblacion de los monos (Primates:Cebidae) en el Refugio De Fauna Silvestre Palo Verde (Guanacaste, Costa Rica). San José, Costa Rica, Editorial Universidad Estatal a Distancia. *Investigaciones Sobre Fauna Silvestre de Costa Rica*.
- Rose LM. 1998. Behavioral ecology of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Costa Rica. PhD Thesis. St Louis, Missouri, Washington University.
- Rowell TE. 1979. How would we know if social organization were not adaptive? In: Bernstein IS y Smith EO, editors. *Primate Ecology and Human Origins: Ecological Influences on Social Organization*. New York: Garland STMP Press. p 1-22.
- Rowell TE y Chism J. 1986. Sexual dimorphism and mating systems: Jumping to conclusions. In: Pickford M y Chiarelli B, editors. *Sexual Dimorphism in Living and Fossil Primates*. Florence: Il Sedicesimo. p 107-111.
- Rubenstein DI. 1986. Ecology and sociality in zebras and horses. In: Rubenstein DI y Wrangham RW, editors. *Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals*. Princeton: Princeton University Press. p 282-302.
- Rubenstein DI y Wrangham RW. 1986. *Ecological Aspects of Social Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Rudran R. 1979. The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela. In: Eisenberg JF, editor. *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. p 107-126.
- Rudran R y Fernández-Duque E. 2003. Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. *Int J Primatol* 24:925-947.
- Rumiz DI. 1990. *Alouatta caraya*: population Density and demography in northern Argentina. *Am J Primatol* 21:279-294.

- Rumiz DI. 1992. Effects of demography, kinship, and ecology on the behavior of the red howler monkey, *Alouatta seniculus*. Ph.D. Dissertation, University of Florida.
- Rylands AB, Mittermeier RA, y Rodríguez-Luna E. 1995. A species list for the New World primates (Platyrrhini): Distribution by country, endemism, and conservation status according to the Mace-Land system. *Neotrop Primates* 3:113-160.
- Rylands AB, Rodríguez-Luna E, y Cortés-Ortiz L. 1996. Neotropical Primate Conservation – The Species and the IUCN/SSC Primate Specialist Group Network. *Primate Conserv* 17:46-69.
- Rylands AB, Schneider H, Langguth A, Mittermeier RA, Groves CP, y Rodríguez-Luna E. 2000. An assessment of the diversity of new world primates. *Neotrop Primates* 8:61-93.
- Rylands AB, Groves CP, Mittermeier RA, Cortés-Ortiz L, y Hines JJH. 2005. Taxonomy and distributions of Mesoamerican primates. In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M, y Luecke L, editors. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. New York: Springer. p 29-79.
- Saito C. 1996. Dominance and feeding success in female Japanese macaques, *Macaca fuscata*: effects of food patch size and inter-patch distance. *Anim Behav* 51:967-980.
- Sapolsky RM. 1983. Endocrine aspects of social instability in the olive baboon (*Papio anubis*). *Am J Primatol* 5:365-379.
- Sapolsky RM. 1993. The physiology of dominance in stable versus unstable social hierarchies. In: Mason WA y Mendoza SP, editors. *Primate Social Conflict*. Albany, NY: State University of New York Press. p 171-203.
- Sauther ML. 1991. Reproductive behavior of free-ranging *Lemur catta* at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *Am J Phys Antropol* 84:463-477.
- Sauther ML y Sussman RW. 1993. A new interpretation of the social organization and mating system of the ringtailed lemur (*Lemur catta*). In: Kappeler PM y Ganzhorn JU, editors. *Lemur Social Systems and Their Ecological Basis*. New York: Plenum Press. p 111-121.
- Savage A, Snowdon CT, Giraldo LH, y Soto LH. 1996. Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). In: Norconk MA, Rosenberger AL, y Garber PA, editors. *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. New York: Plenum Press. p 187-199.
- Sánchez-Villagra MR, Pope TR, y Salas V. 1998. Relation of intergroup variation in allogrooming to group social structure and ectoparasite loads in red howlers (*Alouatta seniculus*). *Int J Primatol* 19:473-491.
- Schaller GB. 1963. *The Mountain Gorilla: Ecology and Behavior*. Chicago: University of Chicago Press.

- Schneider H, Schneider MP, Sampaio I, Harada ML, Stahope M, Czelusniak J, y Goodman M. 1993. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Mol Phylogenet Evol* 2:225-242.
- Schneider H, Sampaio I, Harada ML, Barroso CML, Schneider MP, Czelusniak J, y Goodman M. 1996. Molecular phylogeny of the New World monkeys (Platyrrhini, Primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBP intron 1 and e-globin sequences. *Am J Phys Antropol* 100:153-179.
- Sekulic R. 1982a. The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behaviour* 81:38-54.
- Sekulic R. 1982b. Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four red howler *Alouatta seniculus* troops. *Folia Primatol* 39:22-48.
- Sekulic R. 1983. Spatial relationships between recent mothers and other troop members in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Primates* 24:475-485.
- Sekulic R y Chivers DJ. 1986. The significance of call duration in howler monkeys. *Int J Primatol* 7:183-190.
- Setchell JM. 2005. Do female mandrills (*Mandrillus sphinx*) prefer brightly colored males? *Int J Primatol* 26:715-735.
- Setchell JM y Wickings EJ. 2005. Dominance, status signals and coloration in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Ethology* 111:25-50.
- Siemens AH. 2004. Los paisajes. In: Guevara SS, Laborde JD, y Sánchez-Ríos G, editors. *Los Tuxtlas: El Paisaje de la Sierra*. Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. p 41-58.
- Sigg H, Stolba A, Abegglen J, y Dasser V. 1982. Life history of hamadryas baboons: Physical development, infant mortality, reproductive parameters and family relationships. *Primates* 23:473-487.
- Silk JB. 1992. Patterns of intervention in agonistic contests among male bonnet macaques. In: Harcourt AH y de Waal FBM, editors. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford University Press. p 215-232.
- Silk JB. 1999. Male bonnet macaques use information about third-party rank relationships to recruit allies. *Anim Behav* 58:45-51.
- Silk JB. 2006. Practicing Hamilton' rule: Kin selection in primate groups. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin: Springer. p 25-46.
- Small MF. 1989. Female choice in nonhuman primates. *Yearb Phys Anthropol* 32:103-127.

- Smith CC. 1977. Feeding behaviour and social organization in howler monkeys. In: Clutton-Brock TH, editor. *Primate Ecology*. London: Academic Press. p 97-126.
- Smuts BB. 1985. *Sex and Friendship in Baboons*. New York: Aldine.
- Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, y Struhsaker TT. 1987. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press.
- Smuts BB y Watanabe K. 1990. Social relationships and ritualized greetings in adult male baboons (*Papio cynocephalus anubis*). *Int J Primatol* 11:147-172.
- Smuts BB y Smuts RW. 1993. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: Evidence and theoretical implications. In: Slater PJ, Rosenblatt J, y Snowdon CT, editors. *Advances in the Study of Behaviour*, Vol. 22. London: Academic Press. p 1-63.
- Snaith TV y Chapman CA. 2005. Towards an ecological solution to the folivore paradox: Patch depletion as an indicator of within-group scramble competition in red colobus monkeys (*Piliocolobus tephrosceles*). *Behav Ecol Sociobiol* 59:185-190.
- Soltis J, Mitsunaga F, Shimizu K, Yanagihara Y, y Nozaki M. 1999. Female mating strategy in an enclosed group of Japanese macaques. *Am J Primatol* 47:263-278.
- Sommer V y Rajpurohit LS. 1989. Male reproductive success in harem troops of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Int J Primatol* 10:293-317.
- Sommer V y Reichard U. 2000. Rethinking monogamy: The gibbon case. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 159-168.
- Soto M. 2004. El clima. In: Guevara SS, Laborde JD, y Sánchez-Ríos G, editors. *Los Tuxtlas: El Paisaje de la Sierra*. Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. p 195-198.
- Soto M y Gama L. 1997. Climas. In: González-Soriano E, Dirzo R, y Vogt R, editors. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. México, DF: UNAM-CONABIO. p 7-23.
- Sprague D. 1992. Life history and male intertroop mobility among Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Int J Primatol* 13:437-445.
- Sprague D, Suzuki S, y Tsukahara T. 1996. Variation in social mechanisms by which males attained the alpha rank among Japanese macaques. In: Fa JE y Lindburg DG, editors. *Evolution and Ecology of Macaque Societies*. Cambridge: Cambridge University Press. p 444-458.
- Stanford CB, Wallis J, Mpongo E, y Goodall J. 1994. Hunting decisions in wild chimpanzees. *Behaviour* 131:1-18.

- Starin ED. 2001. Patterns in inbreeding avoidance in Temminck's red colobus. *Behaviour* 138:453-465.
- Steenbeck R. 2000. Infanticide by males and female choice in wild Thomas's langurs. In: van Schaik CP y Janson CH, editors. *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press. p 153-177.
- Steenbeck R, Sterck EHM, de Vries H, y van Hooff JARAM. 2000. Costs and beneficts of the one-male, age-graded, and all-male phases in wild Thomas's langur groups. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 130-145.
- Steenbeck R y van Schaik CP. 2001. Competition and group size in Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): The folivore paradox revisited. *Behav Ecol Sociobiol* 49:100-110.
- Sterck EHM. 1998. Female dispersal, social organization, and infanticide in langurs: Are they linked to human disturbance? *Am J Primatol* 44:235-245.
- Sterck EHM. 1999. Variation in langur social organization in relation to the socioecological model, human habitat alteration, and phylogenetic constraints. *Primates* 40:201-215.
- Sterck EHM, Watts DP, y van Schaik CP. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav Ecol Sociobiol* 41:291-309.
- Sterck EHM y Korstjens AH. 2000. Female dispersal and infanticid avoidance in primates. In: van Schaik CP y Janson CH, editors. *Infanticide by Males and Its Implications*. Cambridge: Cambridge University Press. p 293-321.
- Stevenson PR y Castellanos MC. 1999. Feeding rates and daily path range of the colombian woolly monkeys as evidence for between- and within-group competition. *Folia Primatol* 71:399-408.
- Stoner KE. 1994. Population density of the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*) at La Selva Biological Reserve, Costa Rica: A new technique to analyze census data. *Biotropica* 26:332-340.
- Strier KB. 1990. New World primates, new frontiers: Insights from the wooly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *Int J Primatol* 11:7-19.
- Strier KB. 1991. Diet in one group of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Am J Primatol* 23:113-126.
- Strier KB. 1994. Brotherhoods among atelins: kinship, affiliation, and competition. *Behaviour* 130:152-167.
- Strier KB. 1997. Subtle cues of social relations in male muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*). In: Kinzey WG, editor. *New World Primates: Ecology, Evolution and Behavior*. New York: Aldine de Gruyter. p 109-118.

- Strier KB. 1999a. *Faces in the Forest*. New York: Harvard University Press.
- Strier KB. 1999b. Why is female kin bonding so rare? Comparative sociality of neotropical primates. In: Lee PC, editor. *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge: Cambridge University Press. p 300-319.
- Strier KB. 2000a. Population viabilities and conservation implications for muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in Brazil's Atlantic Forest. *Biotropica* 32:903-913.
- Strier KB. 2000b. From binding brotherhoods to short-term sovereignty: The dilemma of male Cebidae. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 72-83.
- Strier KB. 2004. Patrilineal kinship and primate behavior. In: Chapais B y Berman CM, editors. *Kinship and Behavior in Primates*. Oxford: Oxford University Press. p 177-199.
- Strier KB, Mendes SL, y Santos RR. 2001. Timing of births in sympatric brown howler monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and northern muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *Am J Primatol* 55:87-100.
- Strier KB, Dib LT, y Figueira JEC. 2002. Social dynamics of male muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *Behaviour* 139:315-342.
- Struhsaker TT y Leland L. 1987. Colobines: Infanticide by adult males. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, y Struhsaker TT, editors. *Primate Societies*. Chicago: Chicago University Press. p 83-97.
- Struhsaker TT. 2000. Variation in adult sex ratios of red colobus monkey social groups: Implications for interspecific comparisons. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 108-119.
- Stumpf R y Boesch C. 2005. Does promiscuous mating preclude female choice? Female sexual strategies in chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of the Taï National Park, Côte d'Ivoire. *Behav Ecol Sociobiol* 57:511-524.
- Stumpf R y Boesch C. 2006. The efficacy of female choice in chimpanzees of the Taï Forest, Côte d'Ivoire. *Behav Ecol Sociobiol* 60:749-765
- Stumpf R. 2007. Chimpanzees and bonobos: Diversity within and between species. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, y Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 321-344.
- Suarez B y Ackerman DR. 1971. Social dominance and reproductive behaviour in male rhesus monkeys. *Am J Phys Anthropol* 35:219-222.
- Sussman RW. 1992. Male life history and intergroup mobility among ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *Int J Primatol* 13:395-413.

- Sussman RW y Garber PA. 1987. A new interpretation of the social organization and mating system of the Callicebidae. *Int J Primatol* 8:73-92.
- Sussman RW, Garber PA, y Cheverud JM. 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *Am J Phys Anthropol* 128:84-97.
- Sussman RW y Garber PA. 2007. Cooperation and competition in primate social interactions. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, y Bearder SK, editors. *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. p 636-651.
- Suzuki S, Noma N, y Izawa K. 1998a. Inter-annual variation of reproductive parameters and fruit availability in two populations of Japanese macaques. *Primates* 39:313-324.
- Suzuki S, Hill DA, y Sprague DS. 1998b. Intertroop transfer and dominance rank structure of nonnatal male Japanese macaques in Yakushima, Japan. *Int J Primatol* 19:703-722.
- Symington MM. 1987. Ecological and social correlates of party size in the black spider monkey, *Ateles paniscus chamek*. PhD Thesis. Princeton, NJ, Princeton University.
- Symington MM. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *Int J Primatol* 11:47-62.
- Teaford MF y Glander KE. 1996. Dental microwear and diet in a wild population of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). In: Norconk MA, Rosenberger AL, y Garber PA, editors. *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. New York: Plenum Press. p 433-449.
- Terborgh J y Janson CH. 1986. The socioecology of primate groups. *Annu Rev Ecol Syst* 17:111-136.
- Thierry B. 1990. Feedback loop between kinship and dominance: The macaque model. *J Theor Biol* 145:511-521.
- Thierry B. 1997. Adaptation and self-organization in primate societies. *Diogenes* 45:39-71.
- Thorington RW, Ruiz JC, y Eisenberg JF. 1984. A study of a black howler monkey (*Alouatta caraya*) population in northern Argentina. *Am J Primatol* 6:357-366.
- Thóren S, Lindenfors P, y Kappeler PM. 2006. Phylogenetic analyses of dimorphism in primates: Evidence for stronger selection on canine size than on body size. *Am J Phys Anthropol* 130:50-59.
- Tomblin DC y Cranford JA. 1994. Ecological niche differences between *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus* comparing feeding modes, branch use, and diet. *Primates* 35:265-274.
- Treves A y Baguma P. 2002. Interindividual proximity and surveillance of associates in comparative perspective. In: Glenn ME y Cords M, editors. *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. New York: Kluwer Acad./Plenum Publ. p 161-172.

- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell B, editor. Sexual Selection and the Descent of Man. Chicago: Aldine. p 136-179.
- Troisi A y Carosi M. 1998. Female orgasm rate increases with male dominance in Japanese macaques. *Anim Behav* 56:1261-1266.
- Tutin CEG. 1979. Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees. *Behav Ecol Sociobiol* 6:29-38.
- Uehara S, Hiraiwa-Hasegawa M, Hosaka K, y Hamai M. 1994. The fate of defeated alpha male chimpanzees in relation to their social networks. *Primates* 35:49-55.
- Utami SS, Goossens B, Bruford MW, De Ruiter JR, y van Hooff JARAM. 2002. Male bimaturism and reproductive success in Sumatran orang-utans. *Behav Ecol* 13:643-652.
- van Der Beek S, Nielen ALJ, Schukken YH, y Brascamp EW. 1999. Evaluation of genetic, common-litter, and within-litter effects on preweaning mortality in a birth cohort of puppies. *Am J Vet Res* 60:1106-1110.
- van Hooff JARAM. 2000. Relationships among non-human primate males: A deductive framework. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 183-191.
- van Hooff JARAM y van Wensing JAB. 1987. Dominance and its behavioral measures in a captive wolf pack. In: Frank H, editor. *Man and Wolf: Advances, Issues, and Problems in Captive Wolf Research*. Boston: Junk Publishers. p 219-252.
- van Hooff JARAM y van Schaik CP. 1992. Cooperation in Competition: The Ecology of Primate Bonds. In: Harcourt AH y de Waal FBM, editors. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford University Press. p 357-389.
- van Hooff JARAM y van Schaik CP. 1994. Male bonds: Affiliative relationships among nonhuman primate males. *Behaviour* 130:309-337.
- van Noordwijk MA y van Schaik CP. 1985. Male migration and rank acquisition in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Anim Behav* 33:849-861.
- van Noordwijk MA y van Schaik CP. 2001. Career moves: Transfer and rank challenge decisions by male long-tailed macaques. *Behaviour* 138:359-395.
- van Noordwijk MA y van Schaik CP. 2004. Sexual selection and the careers of primate males: Paternity concentration, dominance-acquisition tactics and transfer decisions. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Sexual Selection in Primates: New and Comparative Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press. p 208-229.
- van Schaik CP. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* 87:120-144.

- van Schaik CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standen V y Foley RA, editors. *Comparative Socioecology of Mammals and Humans*. Oxford: Blackwell. p 195-218.
- van Schaik CP. 1996. Social evolution in primates: The role of ecological factors and male behaviour. In: Rungman WG, Maynard-Smith J, y Dunbar RIM, editors. *Evolution of Social Behaviour: Patterns in Primates and Man*. Oxford: The British Academy. p 9-31.
- van Schaik CP. 2000a. Social counterstrategies against infanticide by males in primates and other mammals. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 34-48.
- van Schaik CP. 2000b. Infanticide by male primates: The sexual selection revisited. In: van Schaik CP y Janson CH, editors. *Infanticide by Males and Its Implications*. Cambridge: Cambridge University Press. p 27-60.
- van Schaik CP y van Hooff JARAM. 1983. On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour* 85:91-117.
- van Schaik CP y Kappeler PM. 1993. Life history, activity period and lemur social systems. In: Kappeler PM y Ganzhorn JU, editors. *Lemur Social Systems and their Ecological Basis*. New York: Plenum Press. p 241-260.
- van Schaik CP y Kappeler PM. 1996. The social systems of gregarious lemurs: Lack of convergence with anthropoids due to evolutionary disequilibrium? *Ethology* 102:915-941.
- van Schaik CP, Noordwijk MA, y Nunn CL. 1999. Sex and social evolution in primates. In: Lee PC, editor. *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge: Cambridge University Press. p 204-240.
- van Schaik CP y Aureli F. 2000. The natural history of valuable relationships in primates. In: Aureli F y de Waal FBM, editors. *Natural Conflict Resolution*. Berkeley: University of California Press. p 307-333.
- van Schaik CP, Hodges JK, y Nunn CL. 2000. Paternity confusion and the ovarian cycles of female primates. In: van Schaik CP y Janson CH, editors. *Infanticide by Males and Its Implications*. Cambridge: Cambridge University Press. p 361-387.
- van Schaik CP y Janson CH. 2000. *Infanticide by Males and Its Implications*. Cambridge: Cambridge University Press.
- van Schaik CP, Pandit SA, y Vogel ER. 2004. A model for within-group coalitionary aggression among males. *Behav Ecol Sociobiol* 57:101-109.
- van Schaik CP y Kappeler PM. 2006. Cooperation in primates and humans: Closing the gap. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Berlin: Springer. p 3-21.

- van Schaik CP, Pandit SA, y Vogel ER. 2006. Toward a general model for male-male coalitions in primate groups. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution. Berlin: Springer. p 151-171.
- Vandenberg JG y Vessey SH. 1968. Seasonal breeding of free-ranging rhesus monkeys and related ecological factors. *Journal of Reproductive Fertility* 15:71-79.
- Vázquez GH, Díaz-Prado E, Gutiérrez-Hernández A, Villarejo ID, y de Sostoa A. 2004. Los ríos y los lagos. In: Guevara SS, Laborde JD, y Sánchez-Ríos G, editors. Los Tuxtlas: El Paisaje de la Sierra. Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. p 201-225.
- Vehrencamp SL. 1983. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Anim Behav* 31:667-682.
- Vick LG y Pereira ME. 1989. Episodic targeting aggression and the histories of Lemur social groups. *Behav Ecol Sociobiol* 25:3-12.
- Wachter B, Schabel M, y Noë R. 1997. Diet overlap and polyspecific associations of red colobus and diana monkeys in the Tai National Park, Ivory Coast. *Ethology* 103:514-526.
- Waitt C, Little AC, Wolfensohn S, Honess P, Brown AP, Buchanan-Smith HM, y Perrett DI. 2003. Evidence from rhesus macaques suggests that male coloration plays a role in female primate mate choice. *P Roy Soc Lond B* 270:5144-5146.
- Walters JR y Seyfarth RM. 1987. Conflict and cooperation. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, y Struhsaker TT, editors. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 306-317.
- Wang E y Milton K. 2003. Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama. *Int J Primatol* 24:1227-1243.
- Waser P y Jones WT. 1983. Natal philopatry among solitary mammals. *Q Rev Biol* 58:355-390.
- Watts DP. 1989. Infanticide in mountain gorillas: New cases and a reconsideration of the evidence. *Ethology* 81:1-18.
- Watts DP. 1990. Mountain gorilla life histories, reproductive competition, and sociosexual behavior and some implications for husbandry. *Zoo Biol* 9:185-200.
- Watts DP. 1996. Comparative socio-ecology of gorillas. In: McGrew WC, Marchant LF, y Nishida T, editors. *Great Ape Societies*. Cambridge: Cambridge University Press. p 16-28.
- Watts DP. 1998. Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Behav Ecol Sociobiol* 44:43-55.

- Watts DP. 2000. Causes and consequences of variation in male mountain gorilla life histories and group membership. In: Kappeler PM, editor. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p 169-179.
- Watts DP, Colmenares F, y Arnold K. 2000. Redirection, consolation, and male policing. In: Aureli F y de Waal FBM, editors. *Natural Conflict Resolution*. Berkeley: University of California Press. p 281-301.
- Watts DP y Mitani JC. 2001. Boundary patrols and intergroup encounters in wild chimpanzees. *Behaviour* 138:299-327.
- Welker C, Höhmann H, y Schäfer-Witt C. 1990. Significance of kin relations and individual preferences in the social behaviour of *Cebus apella*. *Folia Primatol* 54:166-170.
- Wheatley BP. 1982. Adult male replacement in *Macaca fascicularis* of east Kalimantan, Indonesia. *Int J Primatol* 3:219.
- Whitehead JM. 1987. Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Anim Behav* 35:1615-1627.
- Whitehead JM. 1989. The effect of the location of a simulated intruder on responses to long-distance vocalizations of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Behaviour* 11:73-103.
- Whitehead JM. 1995. Vox Alouattinae: A preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys. *Int J Primatol* 16:121-144.
- Whitten PL y Turner TR. 2004. Male residence and the patterning of serum testosterone in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Behav Ecol Sociobiol* 56:565-578.
- Widdig A, Streich WJ, y Tembrock G. 2000. Coalition formation among male barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Am J Primatol* 50:37-51.
- Widdig A, Bercovitch F, Streich WJ, Sauermann U, Nürenberg P, y Krawczak M. 2004. A longitudinal analysis of reproductive skew in male rhesus macaques. *P Roy Soc Lond B* 271:819-826.
- Williams-Guillén K. 2003. The behavioral ecology of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) living in a nicaraguan shade coffee plantation. PhD Thesis. New York University.
- Williams GC. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Wilson EO. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.

- Wimmer B y Kappeler PM. 2002. The effects of sexual selection and life history on the genetic structure of redfronted lemur, *Eulemur fulvus rufus*, groups. *Anim Behav* 64:557-568.
- Winkler LA. 2000. Patterns of fission-fusion social organization in the mantled howling monkey (*Alouatta palliata*) in Nicaragua. *Am J Phys Antropol Suppl* 30:324-325.
- Witerhalder B. 1996. Social foraging and the behavioral ecology of intragroup resource transfers. *Evol Anthropol* 5:46-57.
- Winterhalder B y Smith EA. 1992. Evolutionary ecology and the social sciences. In: Smith EA y Winterhalder B, editors. *Evolutionary Ecology and Human Behavior*. New York: Aldine de Gruyter. p 3-24.
- Witt R, Schmidt C, y Schmitt J. 1981. Social rank and Darwinian fitness in a multimale group of Barbary macaques (*Macaca sylvanus* Linnaeus, 1758). *Folia Primatol* 36:201-211.
- Wrangham RW. 1979. On the evolution of ape social systems. *Soc Sci Inform* 18:335-368.
- Wrangham RW. 1980. An ecological model of female bonded primate groups. *Behaviour* 75:262-300.
- Wrangham RW. 1982. Mutualism, kinship and social evolution. In: King's College Sociobiology Group, editor. *Current Problems in Sociobiology*. Cambridge: Cambridge University Press. p 269-289.
- Wrangham RW. 1983. Ultimate factors determining social structure. In: Hinde RA, editor. *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. London: Blackwell Scientific Publications. p 255-262.
- Young OP. 1981. Chasing behaviour between males within a howler monkey troop. *Primates* 22:424-426.
- Young OP. 1983. An example of "apparent" dominance-submission behaviour between adult male howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Primates* 24:283-287.
- Zahavi A. 1975. Mate selection: A selection for handicap. *J Theor Biol* 205.
- Zahavi A. 1977. The testing of a bond. *Anim Behav* 25:246-247.
- Zeller AC. 1987. Communication by sight and smell. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, y Struhsaker TT, editors. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 433-439.
- Zhao Q-K. 1994. Mating competition and intergroup transfer of males in Tibetan macaques *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *Primates* 35:57-61.

- Zinner D, Nunn CL, van Schaik CP, y Kappeler PM. 2004. Sexual selection and exaggerated sexual swellings of female primates. In: Kappeler PM y van Schaik CP, editors. Sexual selection in Primates: New and Comparative Perspectives. Cambridge: Cambridge University Press. p 71-89.
- Zucker EL y Clarke MR. 1986. Male-male interactions in a group of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Ninth Annual Meeting of the American Society of Primatologists 1-13.
- Zucker EL y Clarke MR. 1998. Agonistic and affiliative relationships of adult female howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica over a 4-year period. Int J Primatol 19:433-449.